Weitere Beiträge zur Kenntnis der Endospermhaustorien in der Gattung Veronica

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von

Georg Weiß
aus Reutlingen

Mit 42 Abbildungen im Text

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1932

Weitere Beiträge
zur
Kenntnis der Endospermhaustorien in der Gattung Veronica

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von

Georg Weiß
aus Reutlingen

Mit 42 Abbildungen im Text

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1932

Referent: Herr Professor Dr. E. Lehmann.
Dekan: Herr Professor Dr. H. Geiger.
Tag der Promotion: 26. November 1931.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus **„Flora** oder Allgemeine Botanische Zeitung"; 126. Bd., Heft 3/4, 1932. Herausgegeben von Prof. Dr. K. Goebel. Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548026_0060

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	418
Material und Methodik	419
Schema der Teilungsfolge im Embryosack	420
Spezieller Teil	421
1. Sektion Veronicastrum	422
Verwandtschaftsgruppe Gouani	422
„ Alpina	424
„ Fruticulosa	426
„ Glandulosa	427
„ Diffusa	427
2. Sektion Pseudolysimachia	428
3. Sektion Alsinebe	431
Verwandtschaftsgruppe Serpyllifolia	431
„ Acinifolia	431
„ Pellidosperma	432
„ Mikrosperma	433
„ Biloba	433
„ Agrestis	436
Verwandtschaftsgruppe Diplophyllum	437
„ Megasperma	439
4. Sektion Chamaedrys	444
Verwandtschaftsgruppe Pentasepala	444
„ Orientalis	445
„ Officinalis	446
„ Euphrasiaefolia	447
„ Aphylla	447
„ Multiflora	449
„ Calycina	450
„ Scutellata	450
5. Sektion Labiatoides	452
6. „ Beccabunga	453
7. „ Leptandra	454
8. „ Hebe	454
Allgemeiner Teil	457
Literaturverzeichnis	464

Einleitung.

Einzeluntersuchungen über Endospermhaustorien in der Gattung Veronica sind schon seit langer Zeit von sehr verschiedenen Seiten ausgeführt worden. Unter dem Gesichtspunkt, ob und inwieweit die Endospermhaustorien in den einzelnen Verwandtschaftskreisen der großen Gattung Veronica verschieden ausgebildet sind, ist erst Gscheidle (1924) an solche Untersuchungen herangetreten. Dieser Autor hat nicht unerhebliche, sehr charakteristische Differenzen feststellen können. Er hat fünf Typen der Haustorienbildung unterschieden, welche sich im

großen und ganzen für die folgenden Sektionen bzw. Gruppen als charakteristisch erwiesen: Hebe, Chamaedrys, Agrestis, Beccabunga und Leptandra bzw. Pseudolysimachia. Zweifellos war durch diese Untersuchungen gezeigt worden, daß den Endospermhaustorien eine Bedeutung bei der Sektions- bzw. Gruppeneinteilung der Gattung Veronica zukommt.

Gscheidle hatte aber im ganzen erst etwa 25 Arten auf die Haustorialbildungen studieren können. Da die Gattung über 200 Arten enthält, zudem Arten verschiedener Verwandtschaftskreise unter den von Gscheidle behandelten noch fehlten, so schien es erwünscht, dessen Untersuchungen durch das Studium weiterer Arten zu ergänzen.

Die Möglichkeit, eine solche Erweiterung durchzuführen, ist natürlich an das Vorhandensein geeigneten Materials gebunden. Es soll deshalb zunächst das verwendete Material näher ins Auge gefaßt werden.

Material und Methodik.

Gscheidles Material entstammte durchweg dem Pflanzenbestand des Botanischen Gartens Tübingen bzw. der Umgebung der Stadt. Einmal war nun seit Gscheidles Arbeit der Bestand des Botanischen Gartens an Veronica-Arten nicht unerheblich erweitert worden; zum anderen war es mir möglich, auch Material aus dem Botanischen Garten München-Nymphenburg und dem Alpengarten auf dem Schachen (im Wettersteingebirge, südlich von Garmisch-Partenkirchen) zu verwenden.

Auf diese Weise konnte nunmehr ein erheblich erweiterter Überblick über die Gattung gewonnen werden.

Es erscheint mir von Vorteil, zunächst auf die hier angewandte Methodik, welche von Gscheidle nur sehr kurz behandelt wurde, etwas näher einzugehen.

Um möglichst alle Entwicklungsstadien zu erhalten, wurden von mehreren Exemplaren alle Fruchtknoten von der Blüte bis etwa zur halbreifen Frucht rasch herauspräpariert und sofort in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Es empfiehlt sich, das Fixieren möglichst auf einen sonnigen Vormittag zu verlegen, weil andernfalls die ersten Zellteilungen nach der Befruchtung nur schwer zu erhalten sind. Damit die Fixierungsflüssigkeit möglichst rasch zu den Samenanlagen eindringen konnte, wurde beim Entfernen der jungen Früchte vom Stiel ein Teil der Fruchtknotenwand mit abgeschnitten. Dadurch wurde erreicht, daß die Früchte meist sofort untersanken, so daß das Auspumpen entweder entbehrlich wurde, oder doch auf ein Mindestmaß beschränkt werden konnte. Ein längeres Verweilen des Materials unter dem ausgepumpten Rezipienten kann leicht Anlaß zu Schädigungen geben. Im allgemeinen wurde nie länger als eine Minute ausgepumpt.

Als Fixierungsflüssigkeit empfiehlt Gscheidle das nach Petrunkewitsch zusammengestellte Fixierungsgemisch. Nach meiner Erfahrung aber erwies sich die

Carnoysche Flüssigkeit (3 Teile Alkohol absol. und ein Teil Eisessig) sowohl einfacher als vorteilhafter, so daß diese regelmäßig zur Verwendung kam.

Von einigen weiteren methodischen Einzelheiten sei hervorgehoben: Das von auswärts geholte Material wurde an Ort und Stelle mit Carnoy 24 Stunden lang fixiert, mit 70%igem Alkohol ausgewaschen und in ein Aufbewahrungsgemisch gebracht, das sich sehr gut bewährte. Es bestand aus je einem Teil dest. Wasser, Alkohol absol. und Glyzerin. — Im Winter wurde Paraffin mit einem Schmelzpunkt von 52°, im Sommer mit einem solchen von 56° verwendet. — Die Dicke der Mikrotomschnitte richtete sich nach dem Alter der zu schneidenden Früchte. Sie betrug 10 Mikron bei jungen Fruchtknoten und 15 Mikron bei Früchten. Beim Schneiden wurde das Objekt so eingestellt, daß die Schnittfläche parallel zur Breitseite verlief.

Das Färben geschah mit Heidenhains Hämatoxylin in der bekannten Weise.

Zur Herstellung der Zeichnungen wurde der Abbésche Zeichenapparat verwendet.

Bei der Schilderung der Endospermentwicklung wird nach dem Vorgang Gscheidles die Samenanlage so orientiert werden, daß sich die Mikropyle oben und die Chalaza unten befindet.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen sollen in einem speziellen und einem allgemeinen Teil gesondert zur Darstellung kommen.

Schema der Teilungsfolge im Embryosack nach der Befruchtung auf Grund der vorliegenden Untersuchungen.

Der befruchtungsfähige Embryosack (Fig. 1) ist in seiner typischen Form langgestreckt und besitzt in seinem oberen Teil eine kopfförmige Erweiterung, in welcher der Eiapparat untergebracht ist. Synergiden und Eizelle sitzen mit einem verschmälerten Füßchen der Wand des Embryosacks an. Den mittleren Teil desselben nehmen die beiden Polkerne ein, die durch ihre Größe meist sofort auffallen. Der Zeitpunkt ihrer Vereinigung ist in der Gattung Veronica nicht einheitlich. In der Regel bleiben sie bis zum Eintritt der Befruchtung getrennt, liegen aber nahe beieinander; in anderen Fällen verschmelzen sie alsbald nach ihrer Bildung zum sekundären Embryosackkern. Auf Einzelheiten wird bei Besprechung der verschiedenen Arten näher eingegangen werden. Die wie gewöhnlich am unteren Ende des Embryosacks sich befindenden Antipoden sind meist ziemlich unscheinbar und verschwinden nach der Befruchtung verhältnismäßig rasch.

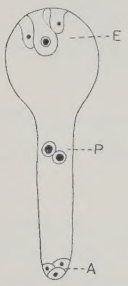

Fig. 1. Fertiger Embryosack (Schema). *E* Eizelle mit den beiden Synergiden, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

Der Vorgang der Befruchtung bei Veronica wird von Meunier (1897, S. 303), für andere Scrophulariaceen-Arten von Schmid (1906) beschrieben.

Nach der Befruchtung (Fig. 2) teilt sich der sekundäre Embryosackkern und liefert zwei Tochterkerne, zwischen die sich alsbald eine Querwand einschiebt, die zumeist nach oben gewölbt ist. Aus der unteren so gebildeten Zelle geht das Chalazalhaustorium hervor.

Die obere Zelle liefert das Endosperm und das Mikropylarhaustorium. Sie teilt sich zunächst durch eine Längswand (Fig. 3), worauf die Eizelle zwischen den auseinanderweichenden Wandhälften zum Endosperm herunterwandert (Fig. 4), wo sie sich zu teilen beginnt, um schließlich zum Embryo zu werden. (Die abweichenden Verhältnisse bei der Verwandtschaftsgruppe Megasperma s. dort.) Unterdessen wird in den beiden Längshälften der oberen Zelle je eine weitere Querwand gebildet.

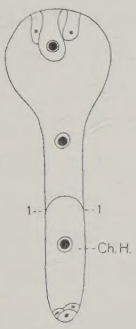

Fig. 2. *1—1* erste Wand im befruchteten Embryosack (Schema). *Ch.H.* Ursprungszelle des Chalazalhaustoriums.

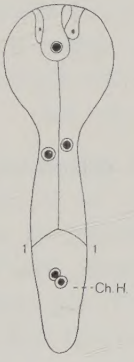

Fig. 3. Erste und zweite Wand im befruchteten Embryosack (Schema). *Ch.H.* Chalazalhaustorium.

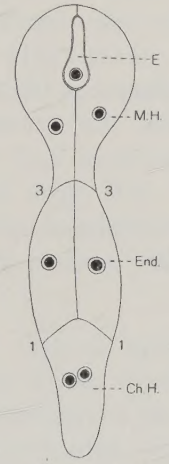

Fig. 4. Die ersten drei Zellwände im Embroysack nach der Befruchtung (Schema). *Ch.H.* Chalazalhaustorium, *M.H.* Mikropylarhaustorium, *End.* Endosperm, *E* Eizelle.

Aus dem oberen Teil entsteht dann das nur anfänglich oder aber dauernd zweiteilige Mikropylarhaustorium. Das untere Zellpaar liefert durch erneute Teilungen das Endosperm.

Die weitere Entwicklung verläuft in den beiden Haustorien, ebenso wie bei den einzelnen Arten bzw. Gruppen verschieden.

Spezieller Teil.

Im folgenden sollen die neu untersuchten Veronica-Arten — unter Bezugnahme auf frühere Untersuchungen anderer Arten — behandelt werden. Bei der Darstellung wird dieselbe Anordnung der Arten eingehalten werden, die jüngst von Römpp (1928) in seiner Arbeit: „Die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung Veronica“, aufgestellt wurde.

1. Sektion Veronicastrum Bentham.

Die Sektion Veronicastrum wird allgemein als ursprünglich in der Gattung aufgefaßt, so daß die Frage der Endospermhaustorien gerade in dieser Sektion von besonderem Interesse ist. Römpp teilt die Sektion in fünf Verwandtschaftsgruppen ein: Gouani, Alpina, Fruticulosa, Glandulosa und Diffusa.

Verwandtschaftsgruppe Gouani.

Gscheidle war der erste, welcher Angehörige der Verwandtschaftsgruppe Gouani auf die Haustorialbildungen des Endosperms untersuchte. Es standen ihm zwei Arten zur Verfügung: Veronica gentianoides Vahl und V. Gouani Moretti (= V. Ponae Gouan).

Wir legen indessen aus später zu erörternden Gründen unseren Betrachtungen nicht Gscheidles Untersuchungen an diesen Arten zugrunde, sondern die Befunde, die bei

Veronica daisenensis Makino

erhalten wurden. Die Pflanze ist in Japan zu Hause und steht nach Römpp der V. senanensis Maxim. so nahe, daß sie spezifisch kaum von ihr zu unterscheiden sein dürfte. Das Material, welches im Botanischen Garten Tübingen im Jahr 1929 zum ersten Mal blühte, entstammt dem Botanischen Garten der Universität Tokio.

Der Embryosack ist hier von langgestreckter, schmaler Form ohne kopfförmige Erweiterung im oberen Teil, wie sie bei den anderen Arten fast stets gefunden wurde und wie sie auch im Schema (vgl. Fig. 1) dargestellt wurde. Auffallend ist hier das Verhalten der beiden Polkerne, die sich manchmal sofort nach ihrer Bildung zum sekundären Embryosackkern vereinigen; in anderen Fällen aber bleiben sie bis kurz vor der Befruchtung getrennt. Sie liegen dann mit abgeplatteten Wänden nahe beieinander. Sonst bietet die anfängliche Entwicklung nichts Besonderes.

Das Chalazalhaustorium ist keilförmig; es bildet zwei senkrecht aufeinanderstehende Längswände, wodurch es vierzellig wird (Fig. 5). Wir werden sehen, daß es stark an die ebenfalls vierzelligen Chalazalhaustorien der Sektion Pseudolysimachia erinnert. Es unterscheidet sich von diesen aber dadurch, daß es sich während der Weiterentwicklung viel weniger streckt und deshalb wesentlich kürzer bleibt, als es bei der genannten Sektion der Fall ist. Andererseits wird es aber da, wo es an das Endosperm grenzt, noch etwas breiter, so daß es zum Schluß einen ziemlich stumpfen Keil bildet, der gegen die Raphe zu oft recht-

winklig abgebogen ist und am Leitstrang endet (Fig. 6). Im Vergleich mit anderen Arten bleibt es stets verhältnismäßig klein.

Das längsgeteilte Mikropylarhaustorium besitzt einen ausgeprägten Halsteil, der sich oben allmählich erweitert, so daß Hals- und Kopfteil nicht deutlich getrennt sind (Fig. 6). Es ist mit Plasma dicht angefüllt und enthält zunächst zwei, später vier Kerne. Der zweiten Kernteilung folgt dann die Bildung einer nicht immer deutlichen Querwand, welche in den beiden Längshälften des Haustoriums eine obere

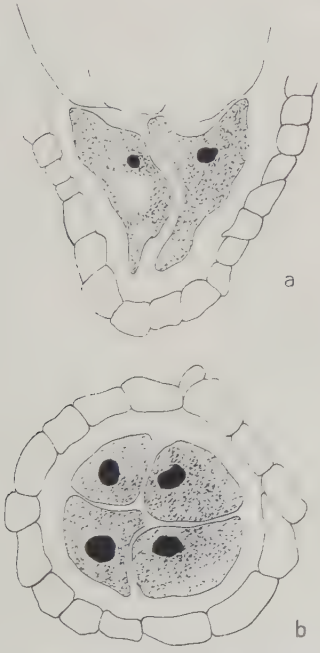

Fig. 5. V. daisenensis. Chalazalhaustorium; *a* längs, *b* quer.

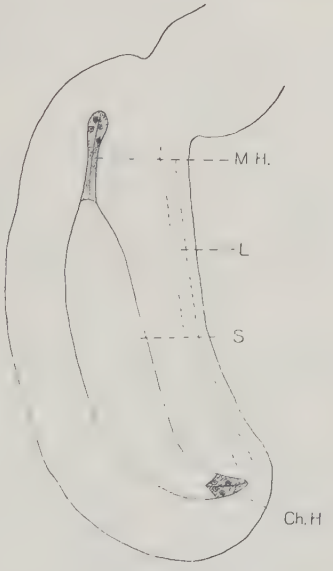

Fig. 6. V. daisenensis. Samenanlage mit Endosperm, Übersicht. *S* Speichergewebe, *Ch.H.* Chalazalhaustorium, *M.H.* Mikropylarhaustorium, *L* Leitgewebe.

und eine untere Zelle voneinander trennt (vgl. auch Sekt. Pseudolysimachia). Die ursprüngliche Längswand wird mit der Zeit wenigstens teilweise resorbiert.

Für das Endosperm ist auffallende Plasmaarmut sowie Zartheit der Zellwände besonders charakteristisch, so daß eine scharfe Differenzierung den Haustorien gegenüber Platz greift. Beim Weiterwachsen des Endosperms wandern dessen Zellen zum Teil in die Haustorien ein.

Charakteristisch für V. daisenensis ist also das vierteilige, keilförmige Chalazalhaustorium; ferner stellen die

Querwände im Mikropylarhaustorium eine Besonderheit dar. Auch die erwähnten Verhältnisse im Endosperm sind hier recht bezeichnend. Auf Beziehungen zu Pseudolysimachia kommen wir weiter unten zurück.

Über die anfänglichen Entwicklungsstadien im Embryosack von Veronica gentianoides Vahl, die zweifellos auch hier den im Übersichtsschema beschriebenen Verhältnissen entsprechen, liegen Untersuchungen in diesem Falle nicht vor, weshalb die Besprechung von V. daisenensis vorangestellt wurde.

Sehr einfach bietet sich uns das Chalazalhaustorium dar. Es ist von länglicher Gestalt, einzellig-ungeteilt, reich mit Plasma gefüllt und zweikernig. Später wird es von eindringenden Endospermzellen ausgefüllt.

Das Mikropylarhaustorium, welches aus einem gestreckten Halsteil, der an das Endosperm ansetzt und einem kopfigen Endteil besteht, ist anfänglich zweikernig, später vierkernig und nach Verschwinden der ursprünglichen Längswand einzellig.

Veronica Gouani Moretti (= V. Ponae Gouan) stimmt im allgemeinen durchaus mit den Verhältnissen bei V. gentianoides überein; doch tritt insofern für diese Art eine Abänderung auf, als hier längsgeteilte, zweizellige Chalazalhaustorien neben ungeteilten vorkommen.

Es ist also innerhalb der Verwandtschaftsgruppe Gouani eine fortschreitende Reduktion vom vierzelligen Chalazalhaustorium bei V. daisenensis, über V. Gouani mit nicht ganz einheitlichem Verhalten, zum ungeteilten Chalazalhaustorium bei V. gentianoides festzustellen. Einzelheiten siehe bei Gscheidle (S. 159).

Verwandtschaftsgruppe Alpina.

Das untersuchte Material stammte aus dem Alpengarten auf dem Schachen. Eine Untersuchung der Haustorialverhältnisse lag noch nicht vor.

Veronica alpina L.

fällt sofort durch die Kleinheit ihrer Samenanlagen und dementsprechend auch diejenige des Embryosacks auf. Dieser zeigt die typische Ausbildung. Die beiden Polkerne sind gegenüber den anderen Embryosackkernen besonders groß, vor allem ihre Nukleolen; sie befinden sich im unteren Teil des Embryosacks, wo sie sich aneinander legen, so daß die zusammenstoßenden Wände abgeplattet erscheinen. Wann die Verschmelzung zum sekundären Embryosackkern stattfindet, konnte nicht beobachtet werden.

Es ließ sich hier besonders schön feststellen (Fig. 7), wie sich an die erste Querwand nach oben hin eine Längswand anschließt, welche sich etwas später bis zum unteren Ende des Embryosacks verlängert, wodurch dieser insgesamt in zwei Längshälften geteilt wird. So ist die Entstehung des zweigeteilten Chalazalhaustoriums gegeben. Besonders deutlich war hier auch zu beobachten, wie die befruchtete Eizelle zwischen den beiden Längshälften des Embryosacks ins Endosperm herunterwandert, wo sie sich dann zu teilen beginnt.

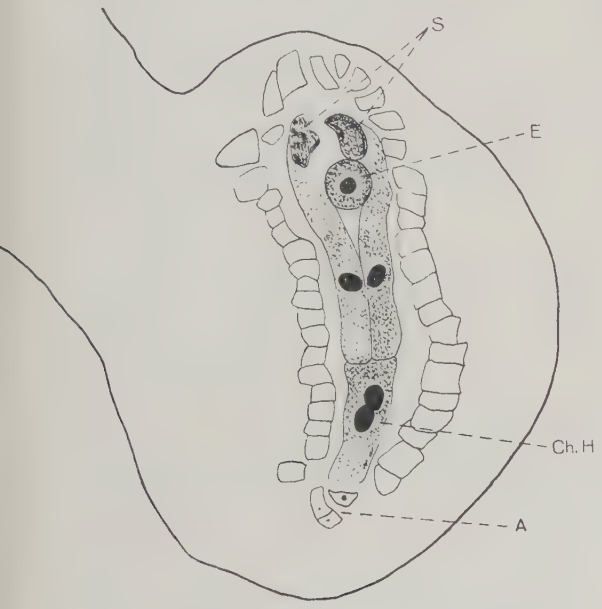

Fig. 7. V. alpina. Erste und zweite Wand im befruchteten Embryosack. *Ch.H.* Chalazalhaustorium; *E* Eizelle; *S* Synergiden; *A* Antipoden.

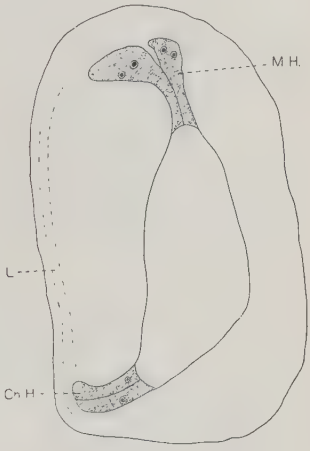

Fig. 8. V. alpina. Endosperm, Übersicht. *Ch.H.* Chalazalhaustorium, *M.H.* Mikropylarhaustorium, *L* Leitgewebe.

Das, wie eben ausgeführt, zweiteilige Chalazalhaustorium ist keilförmig, besitzt zwei Kerne und ist mit stark färbbarem Plasma erfüllt. Eine weitere Teilung des Chalazalhaustoriums findet später nicht mehr statt. Dagegen biegt es auf späteren Stadien gegen die Raphe hin etwas um und legt sich mit verbreitertem Ende an das Leitbündel an (Fig. 8).

Das Mikropylarhaustorium bleibt zweizellig, enthält aber vier Kerne. Es bildet einen Hals- und Kopfteil aus, die deutlich voneinander unterschieden sind (Fig. 8). Dieser Eindruck wird noch wesentlich verstärkt durch einen Vorgang, der im Lauf der weiteren Entwicklung eintritt und der bereits bei V. daisenensis zum Teil angedeutet ist. Die der Raphe zu gelegene Längshälfte des Mikropylarhaustoriums

biegt nämlich mit ihrem oberen Teil etwas stärker als die andere Hälfte gegen das Leitgewebe um. Dadurch entsteht im oberen Teil des Haustoriums ein klaffender Spalt, der sich erst etwa am Beginn der halsartigen Verengung schließt, wo er in die Längswand übergeht. Diese ist aber am unteren Ende des Haustoriums meist nicht mehr sichtbar. Es war deutlich zu beobachten, wie die benachbarten Endospermzellen sich zu teilen beginnen und in das Haustorium hineinwandern, wo ihre Zellwände aufgelöst werden. Die dadurch verursachte Vermehrung des Plasmagehaltes kommt durch eine intensive Färbung, die oft ins Schwarze übergeht, zum Ausdruck. Die hier angetroffenen Zellkerne haben also mit den primären Haustorialkernen nichts zu tun. Diese findet man fast immer im auseinanderklaffenden Teil des Haustoriums. Sie fallen durch ihre Größe und die unregelmäßige, oft zerlappte Gestalt ihrer Nukleolen sofort auf.

V. alpina ist also ausgezeichnet durch ein keilförmiges, zweiteiliges Chalazalhaustorium mit zwei Kernen und ein tiefgespaltenes, vierkerniges, sehr charakteristisches Mikropylarhaustorium. Beide Haustorien sind mit Plasma erfüllt.

Verwandtschaftsgruppe Fruticulosa.

Veronica fruticulosa L. ist von Gscheidle untersucht worden. Er gibt von ihrem Entwicklungsgang nur eine kurze Beschreibung ohne Abbildungen. Die nächstverwandte

Veronica fruticans Jacq.

wurde deshalb eingehend untersucht. Das Material stammte aus dem Tübinger Botanischen Garten. Wie bei V. alpina konnte auch hier festgestellt werden, daß es zunächst nicht zu einer Verschmelzung der beiden Polkerne kommt. Im fertigen Embryosack liegen diese etwa in der Mitte desselben, einander mehr oder weniger genähert; oft berühren sie sich mit den Wänden.

Das Chalazalhaustorium ist einzellig und nicht längsgeteilt, enthält aber zwei Kerne. Anfangs verläuft es ziemlich gerade und verbreitert sich etwas nach unten hin. Mit der Weiterentwicklung des Endosperms nähert es sich immer mehr dem Leitgewebe, indem es diesem zunächst gegen die Raphe hin folgt. Schließlich dringt es unter Auflösung der Zellen ins Leitgewebe ein und wächst sogar ein Stück weit in der Richtung zur Mikropyle vor, so daß es in älteren Stadien einen Bogen von annähernd 180° bildet. Meist ist das Ende zugespitzt, wodurch wohl das Eindringen in das Gewebe erleichtert wird.

Das Mikropylarhaustorium ist durch eine Längswand bis zur Eizelle zweigeteilt; es geht mit einem ziemlich schmalen Hals ins Speichergewebe über (Fig. 9). In seinem Kopfteil liegen zunächst vier Kerne, die sich immer mehr vergrößern und die schon von Schmid und Gscheidle bei anderen Arten geschilderten Hypertrophien aufweisen. Haben die Kerne eine gewisse Größe erreicht, so zerfallen sie manchmal in einzelne Bruchstücke, so daß dann in diesem Fall mehr als vier Kerne angetroffen werden. Zu einer klaffenden Aufspaltung des oberen Teiles des Haustoriums wie bei V. alpina kommt es hier nie.

Bei beiden Haustorien kann mit Leichtigkeit das Hereinwachsen von Endospermzellen beobachtet werden, wodurch ebenfalls eine Vermehrung der Kernzahl eintritt. Diese eingewanderten Kerne liegen dann immer in der Nähe des Speichergewebes. Sie können als sekundäre Haustorialkerne bezeichnet werden.

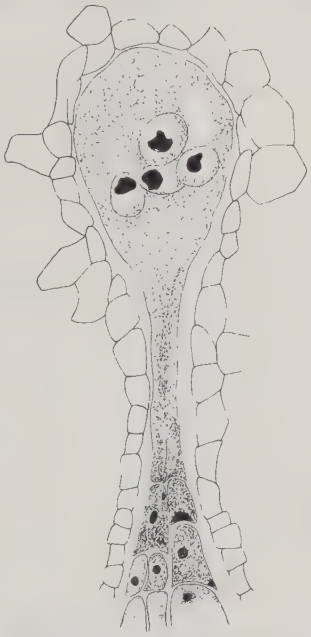

Fig. 9. V. fruticans. Mikropylarhaustorium und eindringende Nährgewebszellen.

Vergleichen wir nun die Ergebnisse mit dem, was Gscheidle über V. fruticulosa sagt, so zeigt sich, daß beim Chalazalhaustorium offenbar keine wesentlichen Unterschiede vorhanden sind. Er beobachtete auch, daß es unten breit umgebogen war. Wenn er dagegen das Mikropylarhaustorium mit demjenigen von V. Ponae vergleicht, das er als ausnahmsweise lang und dünn beschreibt und zeichnet, so ist festzustellen, daß dies wenigstens für V. fruticans nicht in diesem Maß zutrifft. Diese Art erinnert viel eher an V. serpyllifolia.

Verwandtschaftsgruppe Glandulosa.

Die Gruppe Glandulosa umfaßt einige seltene, auf Afrika beschränkte Formen, von denen leider keine zugänglich war.

Ebenso konnte keine Art aus der

Verwandtschaftsgruppe Diffusa

untersucht werden.

Überblicken wir an Hand der bisher behandelten Arten die Haustorialverhältnisse in der Sektion Veronicastrum, so läßt

sich sagen, daß die mit Hals- und Kopfteil versehenen Mikropylarhaustorien, die immer längsgeteilt sind und zunächst vier Kerne besitzen, der Sektion allgemein zukommen; im einzelnen sind sie allerdings ziemlich variabel.

Bemerkenswerte Besonderheiten zeigt das Chalazalhaustorium, das bei V. daisenensis vierzellig und vierkernig, bei V. alpina zweizellig und zweikernig und bei den übrigen untersuchten Arten (V. gentianoides und V. fruticulosa bzw. fruticans) ungeteilt-zweikernig ist. Den Übergang vermittelt V. Gouani, wo längsgeteilte neben ungeteilten Chalazalhaustorien vorkommen.

2. Sektion Pseudolysimachia Koch.

Untersuchungen der Haustorialverhältnisse innerhalb der Sektion Pseudolysimachia stellte zuerst Gscheidle an. Er studierte V. longifolia L. und V. spicata L. und fand, daß sich beide Arten zwar in der Ausbildung des Chalazalhaustoriums ganz gleich verhalten, daß aber in bezug auf das Mikropylarhaustorium bemerkenswerte Unterschiede auftreten. Es ergab sich daher für mich die Aufgabe, zunächst festzustellen, welchem von diesen beiden Typen sich die übrigen Arten der Sektion anschließen und weiterhin, ob unter diesen solche vorhanden sind, die als Übergangsformen bezeichnet werden können.

Es war möglich, hier besonders zahlreiche und wohl bestimmte Arten zu verwenden, da gleichzeitig die Sektion Pseudolysimachia im hiesigen Institut von anderer Seite (Härle, 1932) eine eingehende Bearbeitung auf experimenteller Grundlage fand.

Folgende Formen kamen zur Untersuchung:

1. V. longifolia L.;
2. V. spuria L.; mit weißen Blüten, Nr. 4 nach Härle;
3a. V. foliosa W. u. K.; mit blauen Blüten, Nr. 47 nach Härle;
3b. „ „ „ „ „ „ „ „ Nr. U. 5 nach Härle;
4. V. Bachofeni Heuffel;
5. V. incana L.;
6a. V. spicata L.; Nr. 47 nach Härle;
6b. „ „ „ Nr. 23 nach Härle;
6c. „ „ „ Nr. S. 1 nach Härle;
6d. „ „ „ Bot. Garten Tübingen (= V. crassifolia Wierzb.);
7. V. orchidea Crantz; Nr. 3001 nach Härle.

(Die Nummern beziehen sich auf die Arbeit von Härle, aus der alle weiteren Einzelheiten, besonders was die habituellen Unterschiede anbelangt, zu ersehen sind.)

Die Form des Embryosacks zeigt mit einer noch zu erwähnenden Ausnahme keine größere Besonderheit. Dagegen ist für das Verhalten der Polkerne erwähnenswert, daß sie sich ähnlich wie bei V. daisenensis zum Teil sofort vereinigen, in anderen Fällen aber bis zur Befruchtung getrennt bleiben. Die ersten Teilungen im Embryosack schließen sich durchaus an die bei Besprechung der Sektion Veronicastrum mitgeteilten Verhältnisse an (Fig. 10).

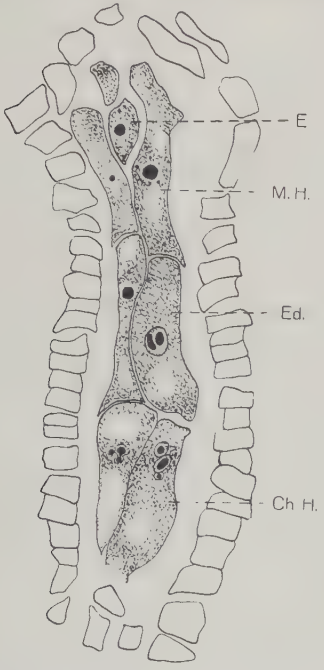

Fig. 10. V. spicata (Nr. 47 nach Härle) *Ed.* Endosperm mit Haustorien (*Ch. H.* Chalazalhaustorium, *M.H.* Mikropylarhaustorium); *E* Eizelle.

Was die Ausbildung des Chalazalhaustoriums anbelangt, so ist die große Ähnlichkeit bei

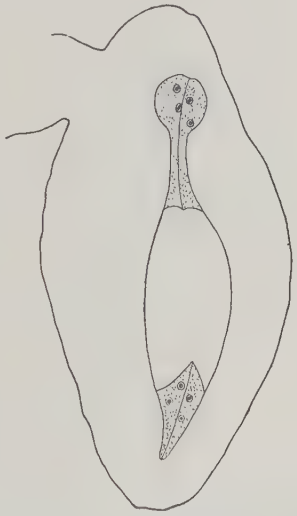

Fig. 11. V. grandis. Endosperm, Übersicht. Oben Mikropylarhaustorium, unten Chalazalhaustorium.

allen untersuchten Formen besonders bemerkenswert. Es ist überall durch zwei senkrecht aufeinander stehende Wände längsgeteilt — somit also vierzellig — und enthält immer vier Kerne (Fig. 11). Im einzelnen sind aber kleine Abwandlungen der äußeren Form innerhalb der sonst konstanten Verhältnisse vorhanden. So fiel z. B. bei V. foliosa Nr. 47 und U. 5 auf, daß das Chalazalhaustorium ungewöhnlich lang und schmal ist, während es bei V. spuria Nr. 4 umgekehrt etwas kürzer als üblich erscheint.

Die von Gscheidle mitgeteilte Beobachtung, daß die ursprünglichen Haustorialkerne sich später zu teilen beginnen, konnte allerdings

in keinem Fall beobachtet werden. Es ist aber an der Richtigkeit der Angabe nicht zu zweifeln, da sie durch eine gute Abbildung gestützt wird. Offenbar handelt es sich hier um eine Ausnahmeerscheinung. Dagegen konnte festgestellt werden, daß Endospermzellen ins Haustorium hineinwachsen, wodurch ebenfalls eine Erhöhung der Kernzahl eintreten kann.

Das Mikropylarhaustorium ist in seiner typischen Ausbildung längs geteilt und enthält vier Kerne. Es sitzt am Speichergewebe mit einem ziemlich schmalen Halsteil an, der sich nach oben hin etwas kopfig erweitert (Fig. 11), ohne etwa besondere Aussackungen erkennen zu lassen (vgl. dagegen V. crassifolia). Die Längswand wird verhältnismäßig bald undeutlich und verschwindet dann nahezu ganz. Andererseits beobachtet man manchmal im oberen Teil das Auftreten einer Querwand (vgl. V. daisenensis), die aber bei den einzelnen Arten nicht regelmäßig zu finden ist. In diesem Fall würde also jedem Kern eine besondere Zelle entsprechen.

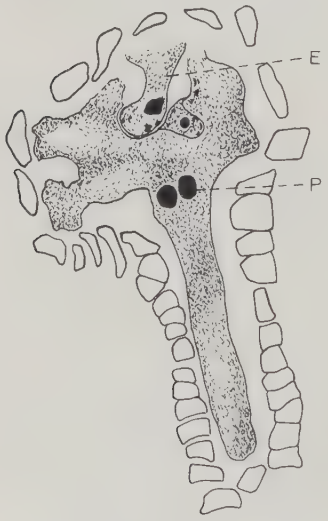

Fig. 12. V. crassifolia. Embryosack. *E* Eizelle, *P* Polkerne.

Diese typische Gestalt des Mikropylarhaustoriums wurde mit einer Ausnahme bei allen untersuchten Arten einschließlich der drei spicata-Formen Nr. 47, 23 und S. 1 gefunden. Dagegen konnte einwandfrei festgestellt werden, daß die von Gscheidle geschilderte abweichende Ausbildung mit allen Einzelheiten für V. spicata Botanischer Garten Tübingen zutrifft, welche von diesem Autor auch untersucht worden war. Bei dieser Art zerfällt schon der Embryosack ganz deutlich in zwei Teile (Fig. 12): einen schmalen und langgestreckten unteren Teil, der sich etwa mit dem Beginn des oberen Drittels ganz unvermittelt zu einem breiten und zerlappten Kopfteil erweitert. Letzterer ist oft über den rechten Winkel hinaus nach unten abgebogen.

Diese Tendenz wird während der ganzen Entwicklung beibehalten und erfährt insofern noch eine Verstärkung, als die einzelnen Lappen durch Querwände abgetrennt werden. Auf diese Weise entsteht das von Gscheidle gezeichnete Bild des Mikropylarhaustoriums (vgl. seine Fig. 9). Die von ihm mitgeteilte Erhöhung der Kernzahl über vier

hinaus, die übrigens bei allen untersuchten Formen beobachtet wurde, möchte ich nicht weiteren Kernteilungen zuschreiben, wie er es tut, sondern auf eingewanderte Speichergewebszellen zurückführen, wie es oben bereits beschrieben wurde.

Es ist nun von besonderem Interesse, daß V. spicata Botanischer Garten Tübingen sich bei näherer Betrachtung als die von Römpp in die Gesamtart spicata hereingestellte V. crassifolia Wierzb. darstellt, so daß diese Form in ihrem Mikropylarhaustorium sich von spicata unterscheiden würde. Es wäre wünschenswert, auch anderes crassifolia-Material, möglichst von den natürlichen Standorten im Banat, zur Untersuchung der Haustorialverhältnisse heranzuziehen.

Andeutungen einer Zerspaltung des Mikropylarhaustoriums finden sich übrigens bei V. longifolia. Auch hier würde ein weiteres Verfolgen der Angelegenheit von Interesse sein.

3. Sektion Alsinebe Boissier.

Die überaus formenreiche Sektion Alsinebe, welche von Lehmann (1910, S. 577—602) in sieben natürliche Verwandtschaftsgruppen eingeteilt wurde, lieferte für die Untersuchung eine ganze Anzahl neuer Arten, so daß jetzt sämtliche Gruppen durch mindestens eine Art vertreten sind. Dadurch ist es möglich, die Haustorialverhältnisse der Sektion einigermaßen zu übersehen.

Verwandtschaftsgruppe Serpyllifolia.

Aus der Gruppe Serpyllifolia wurde V. serpyllifolia L. schon von Schleich (1842) und Schacht (1850) untersucht, von denen auch die Endospermhaustorien abgebildet wurden. Auch Gscheidle (S. 159) hat diese Art wieder studiert und die Haustorien abgebildet.

Das Chalazalhaustorium ist einzellig, zweikernig, reich mit Plasma gefüllt, ziemlich kurz und nahezu gerade.

Das Mikropylarhaustorium ist anfangs zweiteilig und zweikernig, später vierkernig; es bildet einen mehr oder minder langen Halsteil. Weitere Einzelheiten siehe bei Gscheidle.

Verwandtschaftsgruppe Acinifolia.

Als Vertreter der Gruppe Acinifolia wurde V. syriaca Roem. und Schult. von Gscheidle sehr eingehend untersucht. Sie weicht im Prinzip nicht erheblich von den vorhergehenden Arten ab; das Chalazalhaustorium ist vielleicht etwas stärker umgebogen.

Verwandtschaftsgruppe Pellidosperma.

Für die Gruppe Pellidosperma liegen verschiedene Untersuchungen vor. V. triphyllos L. wurde von Tulasne (1849), Hofmeister (1859), Bachmann (1881) und Meunier (1897) behandelt. Diese Art wird im Anschluß an die eben genannten Autoren auch von Gscheidle besprochen. Ähnliche Verhältnisse wurden bei der von mir behandelten

Veronica praecox Allioni

gefunden, deren Material aus dem Botanischen Garten Tübingen stammte. Hier liegt eine Abbildung von Tulasne (1849, Taf. 3, Fig. 36) für ein mittleres Stadium vor, welches die nahen Beziehungen zu V. triphyllos wohl erkennen läßt; eine nähere Besprechung erschien aber erwünscht.

Fig. 13. V. praecox. Endosperm, Übersicht. Unten Chalazalhaustorium, oben Mikropylarhaustorium.

Kurz nach der Befruchtung wächst hier das durch die erste Querwand abgetrennte Chalazalhaustorium sehr rasch mit seinem unteren Teil in das umliegende Gewebe hinein, wobei dessen Zellen sowie die drei Antipoden der Auflösung anheim fallen. Es dringt bis zur Epidermis der Samenanlage vor und biegt dann in der Richtung gegen die Raphe um, wo es den Leitstrang erreicht (Fig. 13). Niemals tritt eine Wandbildung ein; dagegen beobachtet man schon sehr früh eine einmalige Kernteilung. Es ist im extremsten Fall rechtwinkelig abgebogen und enthält in seinem Plasma ganz ansehnliche Vakuolen, so daß es viel weniger gefärbt ist als z. B. bei V. fruticans. Dies hängt offenbar damit zusammen, daß es mehr als dort in die Breite wächst und sackförmige Gestalt annimmt, ohne daß eine Vermehrung des Plasmas eintritt. Durch eine geringe Einschnürung in seinem Anfangsabschnitt ist der Übergang zum Endosperm erkennbar, aus dem die angrenzenden Zellen ins Haustorium hineinwachsen.

Das Mikropylarhaustorium ist von birnförmiger Gestalt, besitzt vier Kerne und eine Längswand. Diese verschwindet verhältnismäßig früh.

Verwandtschaftsgruppe Mikrosperma.

Aus der Gruppe Mikrosperma wurden bisher untersucht: V. arvensis L. von Bachmann (1880, S. 150), Meunier (1897, S. 325) und Gscheidle (1924, S. 162); von letzterem auch V. peregrina L.

Für V. arvensis liegt die eingehendste Darstellung von Meunier vor. Er schreibt (S. 325): «L'endosperme naissant reste en contact avec ses deux annexes. L'annexe chalazienne est d'abord très large relativement et à protoplasme vacuoleux. L'annexe micropylaire est étroite, allongée et à protoplasme dense.»

Die beigegebene schematische Abbildung nach Meunier (Tafel II, Fig. 48) illustriert das Gesagte; sie zeigt zugleich die nahen Beziehungen zu den vorher behandelten Gruppen Pellidosperma und Acinifolia (Fig. 14).

Für V. peregrina L. liegen Abbildungen nur von den ersten Entwicklungsstadien bei Gscheidle (S. 160) vor. Im übrigen wird diese Art eng an V. fruticulosa bzw. serpyllifolia angeschlossen. Eigene Untersuchungen von V. peregrina oder von anderen Angehörigen der Gruppe wurden nicht ausgeführt.

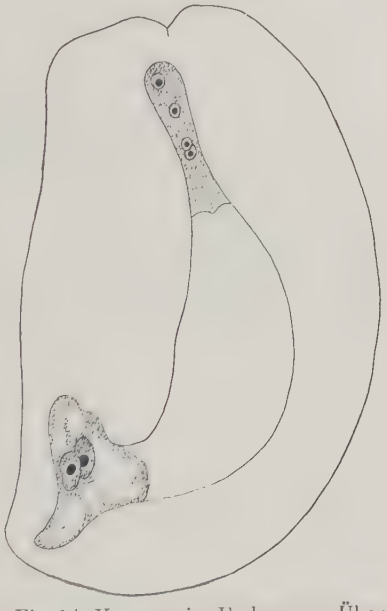

Fig. 14. V. arvensis. Endosperm, Übersicht. (Nach Meunier.)

Verwandtschaftsgruppe Biloba.

Für die Gruppe Biloba waren bisher Untersuchungen noch nicht vorhanden. Es konnten zwei Arten studiert werden: V. campylopoda Boiss. und V. cardiocarpa Walp. Das Samenmaterial dieser Arten ist dem Botanischen Garten durch die Freundlichkeit des Herrn Vvedensky aus Taschkent zugegangen.

Betrachten wir zunächst die Verhältnisse bei

Veronica campylopoda Boiss.

In der Gestalt des Embryosacks ist ein deutlicher Gegensatz vorhanden zwischen der kopfartigen Erweiterung und dem langgestreckten unteren Teil. Die beiden Polkerne liegen vor der Befruchtung in unmittelbarer Nähe des Eiapparates dicht benachbart, ohne daß zunächst eine Vereinigung zum sekundären Embryosackkern stattfände.

Die ersten Teilungsvorgänge im Embryosack konnten gut verfolgt werden. Sie stehen im Einklang mit dem für die ganze Gattung gültigen Schema.

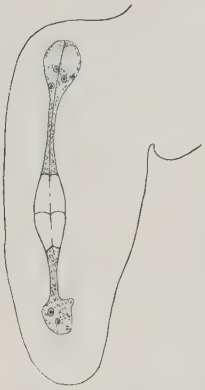

Fig. 15. V. campylopoda. Endosperm, Übersicht. Jüngeres Stadium. Oben Mikropylarhaustorium, unten Chalazalhaustorium.

Das Chalazalhaustorium zeigt prinzipiell niemals eine Wandbildung, enthält aber immer zwei Kerne (Fig. 15). Der Anfangsteil des Haustoriums wächst hier außerordentlich rasch in die Länge, wobei er ungewöhnlich schmal wird und von dem unteren, zunächst birnförmigen Teil scharf abgesetzt ist. Dadurch kommt eine Form zustande, die mit der beim Mikropylarhaustorium üblichen eine gewisse Ähnlichkeit besitzt.

Es dauert aber nicht lange, so beginnen die umgebenden Integumentzellen gegen die Mitte hin sich auszudehnen, so daß der Halsteil dadurch gleichsam zerdrückt wird (Fig. 16). Er stellt dann nur noch einen mit einzelnen Plasmafetzen erfüllten engen Kanal dar, in den der ebenfalls zusammengedrückte untere Teil des Speichergewebes spitz hereinragt (Fig. 17).

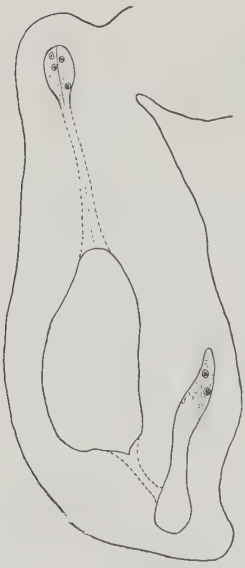

Fig. 16. V. campylopoda. Endosperm, Übersicht. Älteres Stadium.

Die untere Erweiterung hat unterdessen eine längliche, sackförmige Gestalt angenommen. Da sich dieser Teil gegen den Kanal hin geschlossen hat, steht er mit dem Speichergewebe nicht mehr in direktem Zusammenhang. Offenbar ist aber trotzdem noch ein reger Stofftransport vorhanden, denn das abgetrennte Haustorium dringt in der Richtung zum Funikulus tief in das Leitgewebe ein und wird schließlich zu einem langen Schlauch, der beinahe die halbe Samenanlage durchzieht. Da der Plasmagehalt sich nicht vermehrt, so ist das Haustorium, besonders im fortgeschrittenen Zustand, sehr inhaltsarm. Die Kerne nehmen eine ganz ansehnliche Größe an; es handelt sich auch hier um eine von den Autoren öfters beschriebene Erscheinung, die, wie bereits erwähnt, als Hypertrophie bezeichnet wird. Meist befinden sie sich zusammen mit dem Plasma im vorderen, an das Leitgewebe ansetzenden Teil des Haustoriums.

Das Mikropylarhaustorium, welches längs geteilt ist, enthält stets vier Kerne, die häufig undeutlich werden und zum Teil degenerieren (Fig. 15). Charakteristisch ist der auffallend geringe Plasmagehalt. Der Halsteil streckt sich außerordentlich rasch in die Länge, was die Auflösung der Außenwand zur Folge hat. Das gesamte Plasma sammelt sich dann in der vorderen Erweiterung an, wodurch hier eine gewisse Anreicherung desselben verursacht wird (Fig. 16).

Dieser Vorgang, der ja beim Chalazalhaustorium in ähnlicher Weise zu beobachten ist, führt auch hier zu einer vollständigen Loslösung und Absonderung des Kopfteiles. In älteren Stadien beginnt dieser sich zu strecken, indem er im Leitgewebe in der Richtung zur Chalaza dem anderen Haustorium entgegenwächst.

Die weiterhin untersuchte Art

Veronica cardiocarpa Walp.

ist bekanntlich durch die paarweise verwachsenen Kelchblätter von den übrigen Vertretern der Gruppe unterschieden.

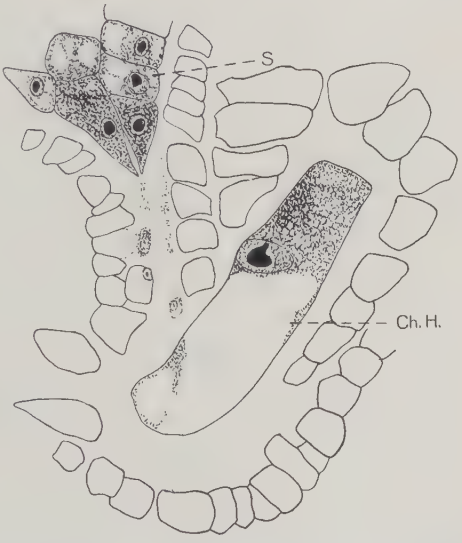

Fig. 17. V. campylopoda. *Ch.H.* Chalazalhaustorium, *S* Speichergewebszellen.

In der Haustorialbildung schließt sie sich V. campylopoda an, zeigt aber doch gewisse Differenzen. Schon die vordere Erweiterung des Embryosacks ist nicht so scharf vom unteren Teil abgesetzt wie bei V. campylopoda. Das Verhalten der beiden Polkerne sowie das Auftreten der ersten Zellwände bietet gegenüber V. campylopoda nichts Neues.

Das Chalazalhaustorium, welches auch hier niemals eine Wandbildung zeigt, dagegen immer zwei Kerne enthält, nimmt eine mehr oder weniger rundliche Gestalt an, wobei die umgebenden Zellen zerdrückt und aufgelöst werden. Gegen das auf der Raphenseite verlaufende Leitgewebe ist es nur wenig abgebogen. Sein etwas engerer Anfangsteil bleibt mit dem Speichergewebe verbunden. Da der ursprüngliche Plasmagehalt beim Weiterwachsen nicht vermehrt wird, so wird das Chalazalhaustorium mit der fortschreitenden Entwicklung immer inhaltsärmer. Man sieht, wie das Plasma das Haustorium bandartig

quer durchzieht, um so die Verbindung zwischen dem Endosperm und dem Leitgewebe herzustellen.

Auf späteren Stadien macht sich ein weiteres Ausdehnungsbestreben des Chalazalhaustoriums geltend, das vorwiegend nach unten gerichtet ist (Fig. 18). Die Samenanlage springt hier, und zwar auf der Raphenseite, in einem Höcker, dessen Inneres vom Haustorium bis zur Epidermis vollständig ausgefüllt ist, ziemlich stark vor. Außerdem dringt es da, wo die Tapetenschicht aufhört, ein Stück weit im Leitgewebe nach oben dem Funikulus zu. Dadurch geht die ursprünglich rundliche Form des Chalazalhaustoriums allmählich in eine länglich-elliptische über. Inzwischen hat sich sein Anfangsteil ziemlich stark zusammen gezogen, so daß es nur mehr durch eine enge Pforte mit dem Speichergewebe in Verbindung steht.

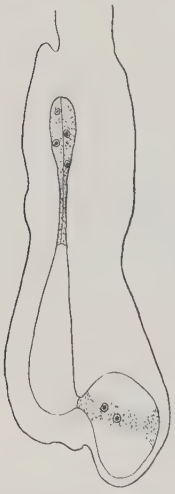

Fig. 18. V. cardiocarpa. Endosperm, Übersicht. Älteres Stadium.

Das vierkernige Mikropylarhaustorium ist immer ziemlich plasmareich, so daß die Längswand verhältnismäßig lange sichtbar bleibt (Fig. 18). Ähnlich wie bei V. fruticans kommt es auch hier häufig zu einem Zerfall der Kerne in einzelne Bruchstücke.

Das anderwärts häufige Hereinwachsen von Speichergewebszellen in die Haustorien findet bei diesen beiden Arten nur in sehr geringem Maße statt, so daß das Endosperm mit ziemlich scharfer Grenze abgesetzt ist.

Zweifellos steht V. cardiocarpa innerhalb der Gruppe V. campylopoda auch morphologisch nicht am nächsten, sondern vielmehr V. biloba L. selbst. Diese konnte noch nicht untersucht werden. Es wäre sehr interessant, festzustellen, ob auch im Haustorialverhalten nähere Beziehungen von V. cardiocarpa zu V. biloba bestehen.

Verwandtschaftsgruppe Agrestis.

Angehörige der Verwandtschaftsgruppe Agrestis wurden schon verschiedentlich untersucht, so V. Tournefortii C. (Buxbaumii, persica) von Hofmeister (1859), Meunier (1897) und Gscheidle (1924); V. agrestis von Meunier (1897); V. polita Fries von Bachmann (1882) und Gscheidle (1924); V. filiformis Smith von Gscheidle (1924).

Auf die ausgezeichnete Darstellung der Endospermhaustorien durch Hofmeister ist schon Gscheidle (S. 163) näher eingegangen. Bach-

manns Übersichtsbild für V. polita (Taf. IV, Abb. 72) geben wir hier, ergänzt durch Gscheidles Angaben, wieder (Fig. 19).

Meunier bringt ein ganz entsprechendes Bild von einem etwas jüngeren Stadium für V. agrestis (Taf. I, Fig. 28).

Sämtliche aus dieser Gruppe untersuchten Arten stimmen in den Haustorialbildungen weitgehend überein. Hervorgehoben soll noch werden:

Das Chalazalhaustorium ist einzellig mit zwei Kernen, nach der Seite gebogen und stumpf. Besonders auffallend ist die Halsbildung beim Übergang ins Endosperm (vgl. dazu die entsprechenden Verhältnisse bei V. campylopoda).

Das Mikropylarhaustorium zeigt ebenfalls einen Halsteil, der hier ungewöhnlich lang ist und später zerdrückt bzw. aufgelöst wird (Gscheidle S. 164, Fig. 33; Meunier Taf. II, Fig. 35; vgl. damit die Abbildung für V. campylopoda Fig. 16).

V. campylopoda scheint also der Gruppe Agrestis näher zu stehen als cardiocarpa.

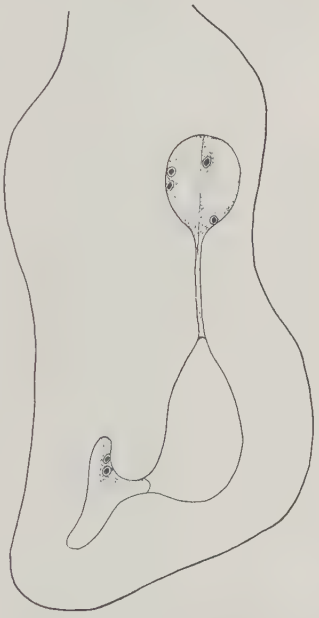

Fig. 19. V. polita. Endosperm, Übersicht. (Nach Bachmann und Gscheidle).

Verwandtschaftsgruppe Diplophyllum.

Die Stellung der Gruppe Diplophyllum, wie sie von Lehmann (1910, S. 594) auf die beiden Arten V. crista-galli Stev. und V. simensis Fresenius beschränkt wurde, ist, wie derselbe Autor zeigte, in manchen Charakteren eine zwischen der vorher behandelten Gruppe Agrestis und der nun folgenden Gruppe Megasperma intermediäre. Vor allem V. crista-galli steht in der Größe und geringen Zahl der Samen der Gruppe Megasperma nahe. Auch das häufige Abortieren eines Kapselfaches, sowohl bei V. simensis als bei V. crista-galli, erinnert an die letztgenannte Gruppe. Da nun diese, wie wir sehen werden, in mancher Beziehung in der Endospermbildung und Haustorialentwicklung von den übrigen Gruppen, vor allem auch der Gruppe Agrestis, stark abweicht, so mußte es von besonderem Interesse sein, eine der Angehörigen der Gruppe Diplophyllum in den Kreis einer Untersuchung einzubeziehen. Da

Veronica crista-galli Stev.

im Botanischen Garten Tübingen kultiviert wurde, so war es möglich, diese Form zu studieren.

Schon die Beschaffenheit des Embryosackes ließ eine nicht mit der Gruppe Megasperma übereinstimmende Form erkennen, zeigte vielmehr die in der Gattung Veronica typische Gestalt. Die beiden Polkerne liegen nahe beieinander und wandern kurz vor der Befruchtung gemeinsam in

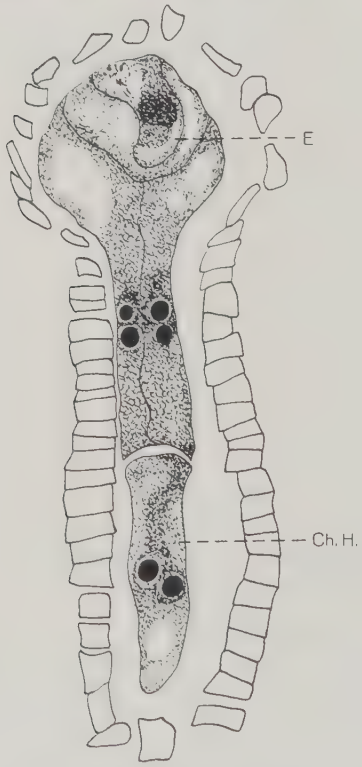

Fig. 20. V. crista-galli. Erste und zweite Wand im befruchteten Embryosack. *Ch. H.* Ursprungszelle des Chalazalhaustoriums, *E* Eizelle.

Fig. 21. V. crista-galli. Endosperm, Übersicht.

den vorderen Teil des Embryosacks, wo sie sich in unmittelbarer Nähe der Eizelle aufhalten.

Von großem Interesse war mit Hinblick auf eventuelle Beziehungen zur Gruppe Megasperma die Teilungsfolge des Embryosacks. Die erste Wand, die etwas unterhalb der Mitte des Embryosacks angelegt wird, ist, wie allgemein in der Gattung Veronica, eine Querwand (Fig. 20). Die zweite Wand schließt sich in ihrer Bildung ebenfalls den Verhältnissen in der übrigen Gattung, insonderheit in der

Gruppe Agrestis, an und nicht den später zu betrachtenden Verhältnissen bei Megasperma. Die zweite Wand ist nämlich auch hier eine Längswand.

Das Chalazalhaustorium bleibt immer ungeteilt, enthält aber ebenfalls zwei Kerne (Fig. 21). Der plasmatische Inhalt des Haustoriums wird sehr rasch aufgebraucht, so daß schließlich nur noch am Übergang zum Speichergewebe Plasma anzutreffen ist. Ein Umbiegen in der Richtung zur Raphe findet hier nicht statt. Man beobachtet vielmehr, wie das zunächst sackförmige Chalazalhaustorium sich nur nach unten hin ausdehnt, wobei die umgebenden Integumentzellen zur Auflösung gelangen. Dieser Prozeß geht so weit, bis die Epidermis erreicht ist. Dann stellt es einen länglichen, blasenförmigen Hohlraum dar, der nahezu völlig inhaltsleer ist.

Das Mikropylarhaustorium, auf dessen Entstehung schon hingewiesen wurde, besitzt eine ausgesprochene Keulenform und ist im allgemeinen nur mäßig mit Plasma angefüllt. Eine deutliche Halsbildung ist vorhanden, die indessen nicht die Länge der Agrestis-Formen erreicht und auch dauernd bestehen bleibt (Fig. 21). Die Längswand wird bald undeutlich und verschwindet schließlich ganz. Besonders bemerkenswert ist noch, daß der in jeder Längshälfte vorhandene Kern keine weitere Teilung mehr durchmacht, so daß das Mikropylarhaustorium von V. crista-galli im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Arten der Gattung Veronica immer nur zwei Kerne enthält.

Im allgemeinen steht also V. crista-galli, trotz der oben erwähnten Beziehung zu Megasperma, in der Haustorialbildung der Gruppe Agrestis sehr viel näher.

Verwandtschaftsgruppe Megasperma.

Aus der Gruppe Megasperma war V. hederifolia L. auf die Verhältnisse im Embryosack schon von folgenden Autoren sehr eingehend untersucht worden: Tulasne (1849), Hofmeister (1858), Bachmann (1882), Buscalioni (1895), Meunier (1897) und Schmid (1906).

Die Untersuchungen hatten gezeigt, daß hier bemerkenswerte Abweichungen von den übrigen Verwandtschaftsgruppen vorliegen.

Dies spricht sich schon in der eigenartigen Gestalt des Embryosacks aus, die wohl auch für die Bildung der Haustorien von großem Einfluß sein dürfte. Übereinstimmend stellen die genannten Autoren fest: Es fehlt der Kopfteil, der bei anderen Arten in mehr oder weniger

ausgeprägter Form immer vorhanden ist (vgl. Fig. 22 von der nahe verwandten V. cymbalaria). Infolgedessen fällt hier die größte Breite etwa in die Mitte des Embryosacks. Beim unteren Teil vermißt man andererseits die sonst übliche Verengung, so daß eine Unterscheidung der beiden Teile überhaupt nicht möglich ist.

Was die Polkerne anbetrifft, so liegen sie im fertigen Embryosack nahe beieinander.

Von ganz besonderer Bedeutung, im Vergleich mit den Verhältnissen bei allen anderen untersuchten Veronica-Gruppen, ist die Teilungsfolge des Embryosacks nach der Befruchtung. Wie in allen anderen Fällen ist zwar die erste Teilung des Embryosacks auch hier eine Querteilung; die zweite Zellwand aber, die gebildet wird, ist, wie schon Hofmeister zeigte, wiederum eine Querwand und nicht, wie später für alle übrigen untersuchten Verwandtschaftskreise festgestellt wurde, eine Längswand. Hofmeister (1858, S. 131) sagt: „Gleichzeitig entsteht dicht über der Einmündung dieser Ausstülpung eine große, die Mittelregion des Sackes voll ausfüllende Zelle, die Anfangszelle des Endosperms."

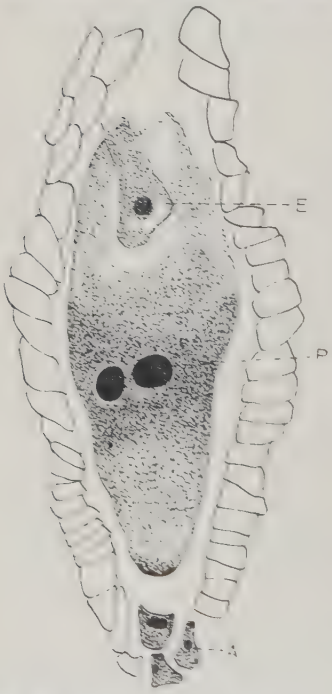

Fig. 22. V. cymbalaria. Embryosack. *E* Eizelle, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

Auch Buscalioni und Schmid stellen diese „Endospermmutterzelle", abgegrenzt durch die erste und zweite Querwand im Embryosack, fest. Buscalioni gibt eine gute Abbildung für dieses Entwicklungsstadium (Taf. I, Fig. 32).

Abweichend ist indessen die Darstellung Meuniers (1897, S. 306), welcher auch hier das Auftreten der zweiten Wand als Längswand beschreibt und abbildet (Taf. I, Fig. 21). Daß diese Angabe unzutreffend sein dürfte, wird besonders noch im Anschluß an meine eigenen Untersuchungen dieser Verhältnisse bei anderen Arten der Gruppe Megasperma deutlich werden.

Über die den übrigen Veronicae gegenüber abweichende Bildung der Endospermhaustorien finden sich keine Differenzen in den Untersuchungsergebnissen der vorher genannten Autoren.

Das Chalazalhaustorium entsteht aus der unteren der drei aus dem Embryosack hervorgegangenen Zellen. Der Kern des Chalazalhaustoriums teilt sich alsbald nach der Anlage der Haustorialzelle; eine Zellteilung indessen erfolgt nicht. Der Plasmagehalt beschränkt sich bald auf die unmittelbare Umgebung der beiden Kerne. Direkt unter der auf der Raphenseite gelegenen Tapetenschicht beginnt dann das Chalazalhaustorium nach vorne im Integumentgewebe vorzustoßen. Da die Samenanlagen eine runde Form haben, so erfolgt dieses Vordringen gegen das Leitgewebe nicht, wie sonst, parallel zum Endosperm, sondern unter einem Winkel von etwa 45°. Durch diesen Vorgang gelangt das Chalazalhaustorium mit seinem vorderen Ende bis etwa in die Mitte der Samenanlage. Nach hinten verbreitert es sich immer mehr und besitzt seine größte Breite da, wo es am Speichergewebe ansitzt.

Das Mikropylarhaustorium geht aus der oberen der drei Zellen hervor, in welcher rasch nacheinander eine zweifache Kernteilung stattfindet, jedoch ohne Wandbildung. So entsteht also ein vierkerniges, ungeteiltes Mikropylarhaustorium, dessen gut färbbares Plasma mit großen Vakuolen erfüllt ist. Weiterhin bleibt das Mikropylarhaustorium eine Zeitlang unverändert, nur die Kerne nehmen immer mehr an Größe zu. Später stößt es in der Richtung zur Mikropyle vor und legt sich unter Verbreiterung dem Funikulus an.

Es war nun von besonderem Interesse, zu erfahren, ob die anderen Arten der Gruppe Megasperma: **V. cymbalaria Bodard, V. panormitana Tineo und V. sibthorpioides Debeaux** (vgl. Lehmann 1930), ein gleich abweichendes Verhalten wie V. hederifolia aufweisen. Das erforderliche Material stand im Botanischen Garten Tübingen zur Verfügung. V. sibthorpioides geht auf von Murbeck in Marokko gesammelte Pflanzen zurück.

Über die Frage, wie die Zellwandfolge im Embryosack kurz nach der Befruchtung bei diesen Arten sich verhält, liegen bisher noch keine Feststellungen vor. Gscheidles Untersuchungen an V. cymbalaria (1924, S. 165) hatten hier noch nicht zum Ziel geführt. Es wurde deshalb versucht, diese Frage für alle drei oben genannten Arten zu beantworten. Eine Klärung war hier deswegen besonders schwierig, weil die jungen rundlichen Fruchtknoten beim Schneiden nicht orientiert werden können, so daß sehr viele Schnittserien notwendig waren. Schließlich aber konnte in jedem Falle einwandfrei die Entstehung einer Endospermmutterzelle durch Bildung zweier aufeinander folgender Querwände im Embryosack festgestellt werden. Fig. 23 stellt eine diesbezügliche Abbildung für V. cymbalaria dar.

Für die späteren Entwicklungsstadien ließ sich, wie es Gscheidle für V. cymbalaria schon kurz ausführte, ebenfalls eine weitgehende Übereinstimmung mit den Angaben für V. hederifolia feststellen. Ich möchte, da mir diese Geschlossenheit der Gruppe Megasperma auch bei der Endospermhaustorienbildung von Wichtigkeit zu sein scheint, hier einige Bilder aus dem Entwicklungsgang der verschiedenen Arten folgen lassen und einige geringfügige Besonderheiten sowie noch nicht gemachte Beobachtungen anfügen. Es sei besonders darauf hingewiesen, daß ja V. sibthorpioides in mancher Beziehung von den übrigen Arten in der mor-

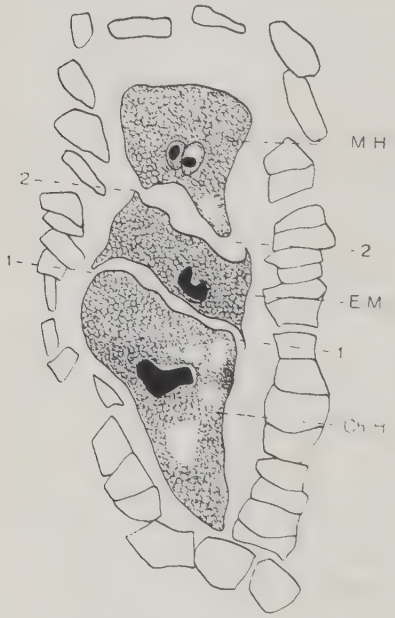

Fig. 23. V. cymbalaria. *1 . . . 1* erste, *2 . . . 2* zweite Wand im Embryosack. *M.H.* Mikropylarhaustorium, *E.M.* Endospermmutterzelle, *Ch.H.* Chalazalhaustorium.

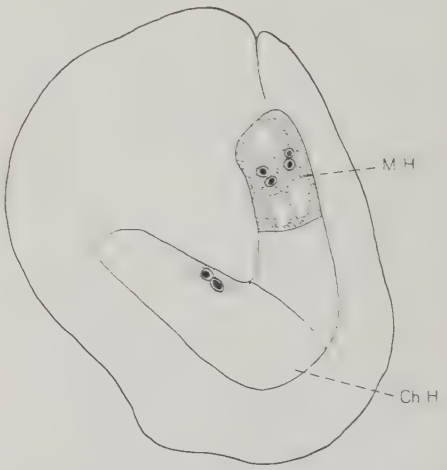

Fig. 24. V. cymbalaria. Samenanlage mit Endosperm, Übersicht. *M.H.* Mikropylarhaustorium, *Ch.H.* Chalazalhaustorium.

phologischen Erscheinung abweicht, so daß gerade ihre Untersuchung hier notwendig war.

Fig. 22 zeigt zunächst einen Embryosack von V. cymbalaria. Die weitgehende Übereinstimmung mit der Abbildung eines Embryosacks von V. hederifolia bei Buscalioni (Taf. I, Fig. 30) ist ohne weiteres zu erkennen.

Wie das Chalazalhaustorium auch hier seitlich hervortritt, ist aus der Fig. 24 zu ersehen. Dabei scheint dieses Vorwachsen des Chalazalhaustoriums bei V. panormitana etwas früher vor sich zu gehen, als bei den anderen Arten.

Fig. 25 stellt dann das Mikropylarhaustorium von V. sibthorpioides dar. Das Bild zeigt zugleich das Verhalten der befruchteten Eizelle. Diese streckt sich alsbald zu einem langen, schlauchförmigen Gebilde. Ob zu dieser Zeit vorübergehend eine Längswand des Mikropylarhaustoriums gebildet wird, die dann in der Mitte auseinanderweicht, so daß die Eizelle zwischen den Längswänden heruntergleiten kann, oder ob sie sich durch das ungeteilte Haustorium hindurchbewegt, ist schwer zu sagen. Sicher ist, daß sich das Haustorium direkt hinter der Eizelle zu einem einheitlichen Ganzen wieder zusammenschließt.

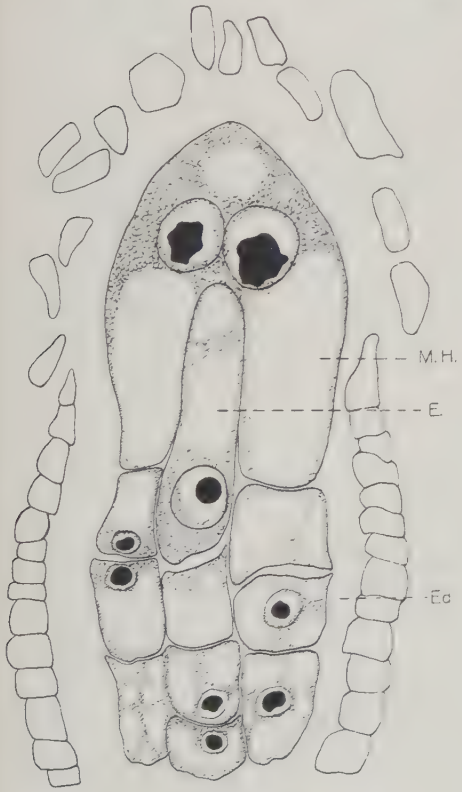

Fig. 25. V. sibthorpioides. *M.H.* Mikropylarhaustorium, *E* Eizelle, *Ed* Endospermzellen.

Fig. 26. V. sibthorpioides. Älteres Mikropylarhaustorium. *Ed* Endospermzellen.

Bei der späteren Entwicklung gelangt auch hier, wie bei V. hederifolia, das Mikropylarhaustorium an die Außenseite der Samenanlage (Fig. 26). Auf älteren Stadien sieht man, wie es sich nach vorne in der Richtung zur Mikropyle verlängert, deren Zellen bis zur Epidermis aufgelöst werden. Das Mikropylarhaustorium legt sich dann zum Teil dem Funikulus an. Inzwischen ist in den Kernen eine weitere Veränderung vor sich gegangen. Nachdem die Nukleolen allmählich ein

zerlapptes Aussehen angenommen haben, zerfallen sie schließlich unter Fragmentation in einzelne Kernkörperchen. Bei den Kernen des Chalazalhaustoriums wurde eine ähnliche Erscheinung nicht beobachtet.

Es ist also festzustellen, daß die Gruppe Megasperma in ihrer Entwicklungsgeschichte durchaus eigene Wege geht. Weder in der Sektion Alsinebe noch in der Gesamtgattung Veronica sind nach unseren bisherigen Kenntnissen Anhaltspunkte vorhanden, welche einen Anschluß der Gruppe ermöglichen ließen. Sie nimmt in dieser Hinsicht bis jetzt eine vollständig isolierte Stellung ein.

4. Sektion Chamaedrys Griseb.

Die zahlreichen von Gscheidle untersuchten Arten der Sektion Chamaedrys zeigten im allgemeinen weitgehende Übereinstimmung, vor allem im Bau des Chalazalhaustoriums. Nur V. officinalis L. nahm eine bemerkenswerte Sonderstellung ein. Aus dieser Tatsache ergab sich die Aufgabe, durch Bearbeitung von Angehörigen anderer Gruppen dieser Sektion zu prüfen, ob den Charakteren von V. officinalis eine weitergehende Verbreitung zukommt.

Verwandtschaftsgruppe Pentasepala.

Die erste Untersuchung der Gruppe Pentasepala stellte Gscheidle bei V. Teucrium L., V. prostrata L. und V. austriaca L. an. Die drei Arten erwiesen sich als sehr einheitlich, was in Anbetracht ihrer engen verwandtschaftlichen Beziehungen anzunehmen war.

Das Chalazalhaustorium bildet in dieser Gruppe das besondere Charakteristikum. Es stellt einen langen, inhaltsarmen Schlauch dar, an dem in der Nähe des Übergangs zum Endosperm unterhalb der Tapetenschicht ein seitliches Haustorium entwickelt wird, welches in einer anderen Ebene liegt als das Haupthaustorium und deshalb oftmals nicht gut zu erkennen ist.

Das Mikropylarhaustorium bildet nur ein kleines Köpfchen mit kurzem Hals; es ist plasmareich und enthält vier Kerne.

Bei der Beschreibung des Mikropylarhaustoriums spricht Gscheidle (S. 155 unten) von den ursprünglichen vier Zellen dieses Haustoriums. Da nur eine Längswand angelegt wird, so kann es sich hier, wie bei allen anderen Veronica-Arten auch, nur um zwei Haustorialzellen handeln, deren Kerne sich zwar noch einmal teilen, ohne daß aber eine weitere Zellwand gebildet wird. Offenbar hat Gscheidle die Zahl der Kerne im Auge gehabt und sie auf die Zellen übertragen.

Auf die von Gscheidle S. 154—155 ausführlich dargestellten Verhältnisse soll nicht näher eingegangen werden.

Verwandtschaftsgruppe Orientalis.

Aus Römpps Gruppe Orientalis war bisher noch kein Vertreter untersucht worden. Es war mir möglich, **V. armena Boiss.** aus dem Botanischen Garten Tübingen und **V. cuneifolia D. Don.** aus dem Botanischen Garten München zu bearbeiten. Beide Arten können gemeinsam besprochen werden, da sie weitgehend übereinstimmen.

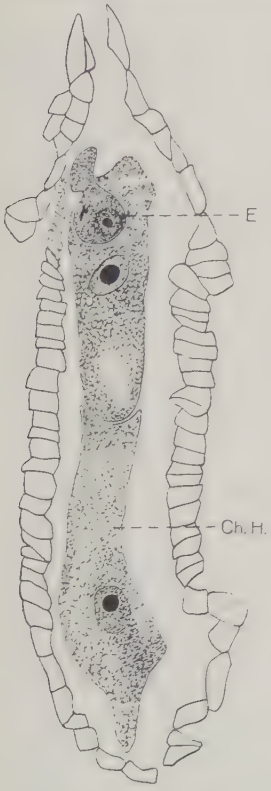

Fig. 27. V. armena. Erste Wand im befruchteten Embryosack. *E* Eizelle, *Ch.H.* Chalazalhaustorium.

Der Bau des fertigen Embryosacks, dessen Polkerne im oberen Teil nahe beieinander liegen, zeigt keine Besonderheiten. Nach der Befruchtung entsteht ziemlich genau in seiner Mitte die erste Querwand, welche hier auffallenderweise nach unten gekrümmt ist (Fig. 27).

Der untere Teil des Chalazalhaustoriums schwillt sehr rasch an und gelangt bald unter Auflösung der umgebenden Zellen ans untere Ende der Samenanlage, welche an dieser Stelle einen deutlich hervorspringenden Höcker bildet (Fig. 28). Im fertigen Zustand nimmt das Chalazalhaustorium oft die halbe Länge der Samenanlage ein. Es enthält dann nur noch wenig Plasma, in das die beiden Kerne eingebettet sind.

Fig. 28. V. cuneifolia. Endosperm. Übersicht. Älteres Stadium.

Wie bei den Pentasepalae entsteht auch hier am oberen Ende des Haustoriums eine kleine seitliche Ausstülpung (Fig. 28).

Im Vergleich mit dem Chalazalhaustorium bleibt das Mikropylarhaustorium verhältnismäßig klein (Fig. 28). Es ist infolgedessen mit Plasma immer dicht angefüllt und setzt am Samenbehälter mit einem kurzen Hals an, der in ein kleines Köpfchen übergeht.

Schon sehr früh wird die Längswand undeutlich und fällt dann der Auflösung anheim. Die vier Kerne werden im Laufe der Entwicklung außerordentlich groß, wobei ihre Nukleolen eine unregelmäßig gelappte Form annehmen. Häufig kommt es zudem zu einer amitotischen Kernteilung, so daß auf älteren Stadien oft mehr als vier Kerne angetroffen werden.

Eine Erhöhung der Kernzahl kann auch dadurch eintreten, daß sich Zellen des Speichergewebes ins Mikropylarhaustorium hinein verlängern und dort ihre Wände auflösen. Die eingewanderten Kerne bleiben aber im unteren, ans Speichergewebe angrenzenden Teil des Haustoriums liegen, wodurch ihre Herkunft stets klar erwiesen ist. Eigenartig ist, daß meist auch die Kernwand verschwindet, und nur noch der Nukleolus sichtbar bleibt.

Fig. 29. V. cuneifolia. Chalazalhaustorium mit seitlicher Ausstülpung *s*.

Vergleichen wir nun das soeben Gesagte mit dem, was Gscheidle für die Pentasepalae festgestellt hat, so ergibt sich eine bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen dieser Verwandtschaftsgruppe und der Gruppe Orientalis. Sie kommt besonders in dem seitlich ausgebauchten Chalazalhaustorium und dem kleinen, bald einzelligen Mikropylarhaustorium zum Ausdruck. Damit finden die Ergebnisse Römpps, der die zuletzt genannte Gruppe als einen orientalischen Ableger der Pentasepalae bezeichnet, eine interessante entwicklungsgeschichtliche Bestätigung.

Verwandtschaftsgruppe Officinalis.

Wie oben schon erwähnt wurde, hat Gscheidle für V. officinalis L. abweichende Haustorialverhältnisse festgestellt. Da diese bei der weiteren Betrachtung öfters zum Vergleich herangezogen werden, so wurde das Übersichtsbild in etwas ergänzter Form übernommen (Fig. 30).

Das zweikernige Chalazalhaustorium ist hier kurz und zugespitzt und reich mit Plasma angefüllt. Eine seitliche Ausbuchtung kommt nie vor.

Das Mikropylarhaustorium ist von hammerförmiger Gestalt, plasmareich und stets vierkernig; es weicht also, wenn auch in geringerem Maße als das Chalazalhaustorium, ebenfalls von den Verhältnissen in den Gruppen Pentasepala und Orientalis ab.

Verwandtschaftsgruppe Euphrasiaefolia.

Die Gruppe Euphrasiaefolia umfaßt zwei nur unvollständig bekannte Arten, deren Beschaffung nicht ohne weiteres möglich sein dürfte.

Dagegen stand mir der wichtigste Vertreter der nächsten nach ihm genannten Verwandtschaftsgruppe zur Verfügung:

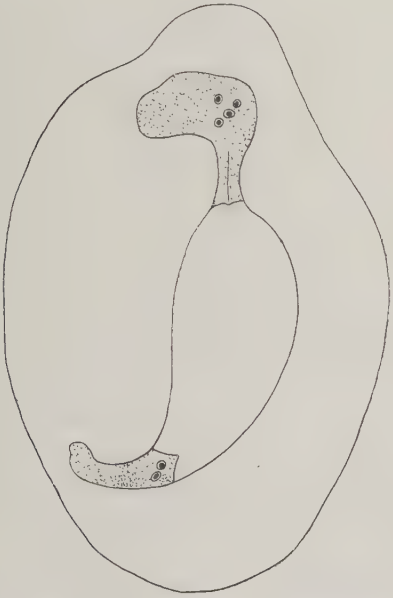

Fig. 30. V. officinalis. Endosperm, Übersicht. (Nach Gscheidle, etwas abgeändert.)

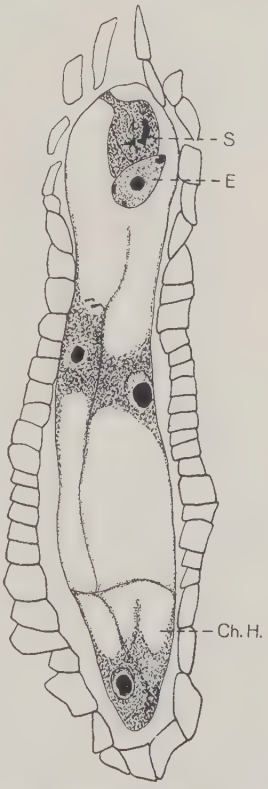

Fig. 31. V. aphylla. Erste und zweite Wand im Embryosack. *S* Synergide, *E* Eizelle, *Ch. H.* Chalazalhaustorium.

Veronica aphylla L.

Das untersuchte Material stammte aus dem Alpengarten Schachen und dessen Umgebung, wo die jüngeren Pflanzen (Ende Juli) noch nicht verblüht waren.

Wie bei V. alpina fallen auch hier die beiden Polkerne durch ihre Größe auf.

In der üblichen Weise folgt auf die erste Querwand, welche das Chalazalhaustorium abtrennt, eine Längswand (Fig. 31). Sobald der Haustorialkern sich geteilt hat, verlängert sich die Längswand bis ans untere Ende des Embryosacks. Wenn dann das Haustorium anfängt, sich in der Richtung zum Leitstrang zu entwickeln, werden die drei Antipoden, die eine Zeitlang recht gut sichtbar sind, auf die Seite gedrängt und zerdrückt. Die stark färbbaren Überreste bleiben ziemlich lange erhalten.

Fig. 32. V. aphylla. Endosperm, Übersicht.

Fig. 33. V. chamaedrys. Endosperm, Übersicht (Nach Schmid, etwas ergänzt).

Im fertigen Zustand sitzt das Chalazalhaustorium unter einem rechten Winkel dem Speichergewebe an (Fig. 32). Abgesehen von der Längsteilung ist die Übereinstimmung mit dem Officinalis-Typ unverkennbar.

Dies ist in noch ausgeprägterem Maße der Fall beim Mikropylarhaustorium, das anfangs auch längsgeteilt ist und vier Kerne enthält. Wenn die befruchtete Eizelle im Endosperm angekommen ist, wird die Längswand aufgelöst. Dann treibt der vordere, köpfchenförmige Teil des Haustoriums dem Funikulus zu seitliche Ausbuchtungen, welche im Leitgewebe endigen (Fig. 32).

Beide Haustorien besitzen einen stark färbbaren Plasmainhalt.

Verwandtschaftsgruppe Multiflora.

Aus der Gruppe Multiflora wurden V. chamaedrys L. und V. peduncularis M. Bieb. durch Schmid und Gscheidle embryologisch untersucht. Die erste dieser beiden Arten, V. chamaedrys, wurde von beiden Autoren ausführlich behandelt (vgl. das hier beigegebene Übersichtsbild von Schmid [Fig. 33]). Beide Formen erwiesen sich in ihren Haustorialbildungen als durchaus identisch. Beim Chalazalhaustorium findet man die seitliche Ausbuchtung wieder, die für die Gruppen Pentasepala und Orientalis typisch zu sein scheint. Auch die Form des Mikropylarhaustoriums bietet gegenüber diesen beiden Gruppen nichts Besonderes.

Es war nun von großem Interesse, das Verhalten von **Veronica latifolia L. (= urticaefolia Jacquin)** kennenzulernen, einer Spezies, die auf Grund der äußeren Merkmale eine Mittelstellung einnimmt zwischen den übrigen Multiflorae und der Verwandtschaftsgruppe Scutellata.

Das untersuchte Material wurde in den Wäldern unterhalb des Schachengartens eingesammelt und fixiert.

Bei der Untersuchung ergab sich das folgende: Schon ehe der Pollenschlauch die Befruchtung vollzogen hat, tritt eine erhebliche Streckung des Embryosacks ein (Fig. 34). Dies ist besonders unterhalb der vorderen kopfförmigen Erweiterung der Fall. Aus diesem Grunde ist hier der Halsteil des Embryosacks so lang und schmal, wie er bei den anderen Arten erst nach der Befruchtung zu sein pflegt. Auch am unteren Ende ist eine solche Ausdehnung wahrzunehmen, so daß die Antipoden schon frühzeitig nicht mehr sichtbar sind. Wenn dann nach der Befruchtung die ersten Teilungen eingetreten sind, setzt sich die Streckung des Embryosacks in erhöhtem Maße fort.

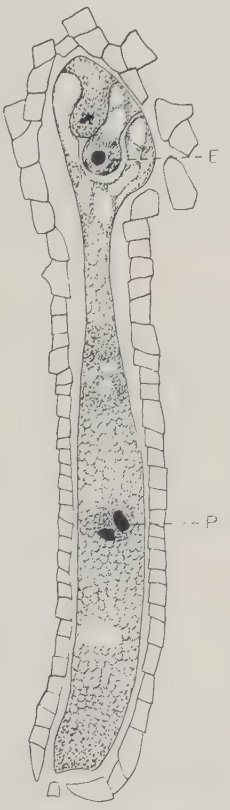

Fig. 34. V. latifolia. Embryosack vor der Befruchtung. *E* Eizelle, *P* Polkerne.

Im Chalazalhaustorium tritt der Kern, wie üblich, sehr bald in Teilung ein. Ob dieser Kernteilung auch eine Zellwandbildung folgt, scheint nicht ganz einheitlich zu sein. Es kommen längsgeteilte, zweizellige Chalazalhaustorien neben ungeteilten vor (vgl. dazu V. Ponae). Sie sind plasmareich, ihrer Form nach keilförmig und später am unteren

Ende etwas umgebogen (Fig. 35). Ein seitlicher Auswuchs wie bei V. chamaedrys und V. peduncularis kommt nie vor, auch erreicht das Haustorium die dort festgestellte Größe bei weitem nicht.

An der oben geschilderten Streckung, die im Embryosack einsetzt, ist das Mikropylarhaustorium besonders stark beteiligt. Der Kopfteil desselben dehnt sich allseitig im Integumentgewebe aus und nimmt schließlich eine ausgesprochene Kugelform an (Fig. 35). Zwischen diesen Teil und das Speichergewebe schiebt sich ein langer, schmaler Hals ein, der scharf abgesetzt und durch seinen geraden Verlauf besonders charakterisiert ist. Sein Inhalt wird nicht zerdrückt und aufgelöst, wie etwa bei V. campylopoda oder Tournefortii, sondern bleibt so lange erhalten, als das Haustorium im Dienste der Ernährung steht. Die Längswand ist nur ganz kurze Zeit sichtbar.

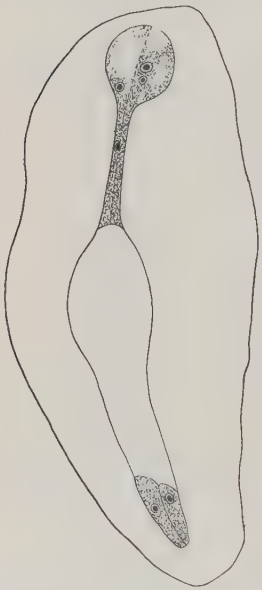

Fig. 35. V. latifolia. Endosperm, Übersicht.

Im Kopfteil entstehen mit der fortschreitenden Entwicklung kleinere und größere Safträume, so daß nur noch am äußeren Rand und in der Umgebung der vier Kerne dichteres Plasma anzutreffen ist. Von einem gewissen Stadium der Entwicklung an baucht sich dieser Teil dem Funikulus zu aus und treibt einige Fortsätze, so daß auch hier schließlich eine hammerförmige Gestalt zustande kommt.

Wie sich nachher herausstellen wird, lassen sich die soeben geschilderten Haustorialverhältnisse am ehesten mit denjenigen von V. scutellata vergleichen, der sich V. latifolia auch in der Gestalt der Kapseln am meisten nähert. Daß diese Spezies trotzdem in die Verwandtschaftsgruppe Multiflora aufgenommen wurde, hat seinen Grund darin, daß sie sich in ihrem Gesamthabitus enger an V. chamaedrys und peduncularis anschließt. Bei der Endospermentwicklung sind aber, wie sich aus dem Gesagten ergibt, weitgehende Unterschiede vorhanden.

Verwandtschaftsgruppe Calycina.

Aus dem rein australischen Formenkreis der Gruppe Calycina kam kein Vertreter zur Untersuchung.

Verwandtschaftsgruppe Scutellata.

Veronica scutellata L. wurde an Material untersucht, welches aus dem Butzensee bei Bodelshausen (Oberamt Tübingen) stammte.

Der befruchtungsfähige Embryosack dieser Art zerfällt in zwei deutlich voneinander geschiedene Teile. Die obere Hälfte wird von dem großen, runden Kopfteil eingenommen, in dem der Eiapparat untergebracht ist. Nach unten hin wird dieser Teil ziemlich schmal; hier liegen die beiden Polkerne nahe beieinander.

Nach der Befruchtung entsteht etwa in der Mitte der unteren Hälfte des Embryosacks die erste Querwand, welche ein ziemlich kurzes, mit Plasma angefülltes Chalazalhaustorium abtrennt (Fig. 36). Der einmaligen Kernteilung folgt hier keine weitere Wandbildung. Eine Zeitlang verändert es seine Form nur wenig; während es unten stumpf endet, geht es auf der anderen Seite mit breiter Wölbung ins Speichergewebe über. Von einem bestimmten Zeitpunkt an beginnt es sich zu strecken und nimmt dann unter Umbiegung zur Raphenseite mehr und mehr die für V. latifolia typische Gestalt an. Sehr schön war hier das Vorwachsen von Speichergewebszellen und die allmähliche Verdrängung des Chalazalhaustoriums zu beobachten (Fig. 37).

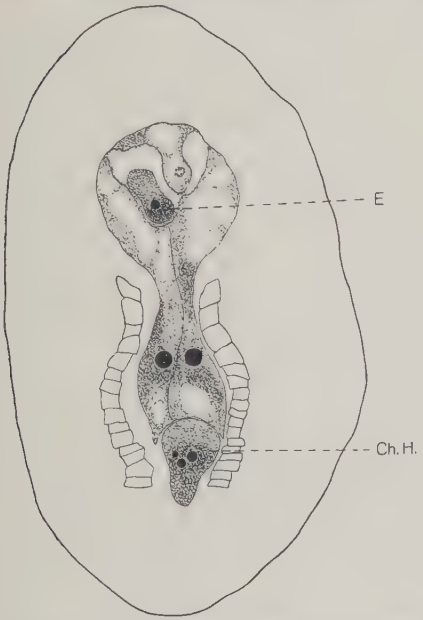

Fig. 36. V. scutellata. Erste und zweite Wand im befruchteten Embryosack. *Ch. H.* Chalazalhaustorium, *E* Eizelle.

Fig. 37. V. scutellata. Chalazalhaustorium und eindringende Speichergewebszellen.

Das Nährgewebe mit dem Mikropylarhaustorium entsteht nach dem üblichen Schema. Da der fertige Embryosack außerordentlich kurz bleibt, so ist hier die Längsstreckung vom Eintreten der Befruchtung abhängig gemacht. Nach vollendeter Befruchtung setzt die

Streckung aber sehr kräftig ein und hat schließlich die Ausbildung eines fast ebenso langen Halsteils zur Folge, wie er bei V. latifolia festgestellt wurde. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird die Ähnlichkeit zwischen diesen beiden Formen immer deutlicher. Die vier Kerne vergrößern sich nur mäßig, so daß im allgemeinen eine Fragmentation nicht eintritt. Später kommt es zu einer Ausbauchung und Erweiterung auf der Seite des Funikulus.

Ein Rückblick auf die Untersuchungsergebnisse in der Sektion Chamaedrys läßt uns das folgende erkennen:

Die Gruppen Pentasepala und Orientalis erscheinen nach den Haustorialbildungen sehr einheitlich; eng schließen sich an diese beiden Gruppen von den Multiflorae die beiden Arten V. chamaedrys und V. peduncularis an. Alle haben ein ungeteiltes, sackförmiges und inhaltsarmes Chalazalhaustorium, das stets mit einer seitlichen Ausbuchtung versehen ist.

Ganz anders ist das Chalazalhaustorium bei den übrigen, zur Sektion gehörigen und bis jetzt untersuchten Arten. Immer ist bei diesen ein kurzes, inhaltsreiches, nicht mit einer seitlichen Ausbuchtung versehenes Chalazalhaustorium vorhanden. Bemerkenswerterweise ist dies auch bei einer Art der Gruppe Multiflora, nämlich V. latifolia (= urticaefolia) gefunden worden, deren Sonderstellung in dieser Gruppe durch dieses abweichende Haustorialverhalten noch unterstrichen wird. Bei V. officinalis wurde gleiches Verhalten von Gscheidle, bei V. aphylla und V. scutellata von mir festgestellt.

Trotz der Übereinstimmungen im Gesamtbau des Chalazalhaustoriums bei diesen verschiedenen Arten sind folgende Differenzen im einzelnen beobachtet worden:

Das Chalazalhaustorium ist stets einzellig: V. officinalis und scutellata;
das Chalazalhaustorium ist stets zweizellig: V. aphylla;
das Chalazalhaustorium ist teils ein-, teils zweizellig: V. latifolia.

Ehe aber die endgültige systematische Auswertung dieser Ergebnisse möglich ist, und die nötigen Schlußfolgerungen gezogen werden können, müssen noch die fehlenden Zwischenglieder aus dem hier vorliegenden Verwandtschaftskreise zur Untersuchung gelangen.

5. Sektion Labiatoides Wettst.

Die Sektion Labiatoides umfaßt nur vier Arten, die auf Australien beschränkt sind. Da sie auf Grund von verschiedenen morphologischen Eigentümlichkeiten eine Mittelstellung zwischen den Pentasepalae und

der nun folgenden Sektion Beccabunga einnehmen, so wäre ein Einblick in ihre embryologischen Verhältnisse besonders wertvoll. Leider war mir das erforderliche Material nicht zugänglich.

6. Sektion Beccabunga Bentham.

Aus der Sektion Beccabunga untersuchte Gscheidle V. beccabunga L. Er konnte ein langes, schmales, einzelliges Chalazalhaustorium als besonders charakteristisch feststellen. Das Mikropylarhaustorium besitzt zunächst ein etwa birnförmiges Köpfchen auf kurzem Hals; später baucht es sich dem Funikulus zu aus.

Eigene Untersuchungen liegen für **V. Anagallis L.** und **V. aquatica Bernh.** aus dem Botanischen Garten Tübingen vor. Es stellte sich heraus, daß diese Arten unter sich, wie gegenüber V. beccabunga, keine Unterschiede aufwiesen.

Beim Chalazalhaustorium tritt die starke Wölbung der abschließenden Querwand in noch höherem Maße auf als bei V. scutellata (Fig. 38), so daß sich das Haustorium, besonders im jugendlichen Zustand, fast bis zur Mitte des Speichergewebes hinein erstreckt. Das untere Ende setzt sich mit wenig verbreitertem Fuß ans Leitgewebe an. Es besitzt immer zwei Kerne und dichten Plasmagehalt.

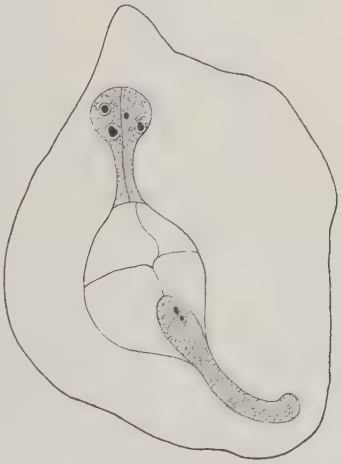

Fig. 38. V. Anagallis. Endosperm, Übersicht. Junges Stadium.

Ähnlich ist es beim Mikropylarhaustorium. Dieses erreicht zwar in mittleren Stadien nicht die Länge, wie sie bei V. scutellata gefunden wurde, zeigt aber in der übrigen Entwicklung und Ausgestaltung keine Besonderheiten, die erwähnenswert wären.

Die Sektion Beccabunga erweist sich also in allen untersuchten Gliedern durchaus übereinstimmend und einheitlich. Anklänge an V. scutellata lassen sich ohne weiteres feststellen, und es dürfte die Ansicht, daß V. scutellata in morphologischer Beziehung den Übergang vermittelt zwischen den sonst so verschiedenartigen Sektionen Chamaedrys und Beccabunga, durch die Haustorialbildung bestätigt werden.

7. Sektion Leptandra Bentham.

Aus der Sektion Leptandra wurde V. virginica L. von Gscheidle untersucht. Er fand ein viergeteiltes, keilförmiges, plasmareiches Chalazalhaustorium und ein verhältnismäßig kurzes, längsgeteiltes Mikropylarhaustorium, das manchmal quergeteilt ist.

Dieses Ergebnis konnte ergänzt werden durch die Untersuchung von

Veronica tubiflora Fisch.,

deren Material dem Botanischen Garten München entnommen wurde.

Die erhaltenen Resultate stimmen, wie aus der beigefügten Abbildung hervorgeht, mit denjenigen von V. virginica durchaus überein (Fig. 39).

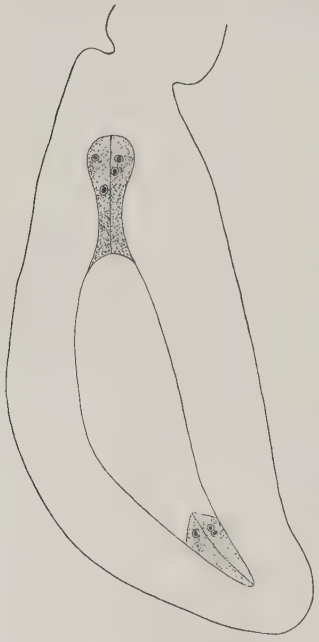

Fig. 39. V. tubiflora. Endosperm, Übersicht.

Etwas näher eingegangen sei noch auf folgende, von Gscheidle auf S. 151 gemachte Bemerkung: „Ob im späteren Verlauf der Samenentwicklung weitere Zellen sich dem Mikropylarhaustorium zugesellen, bzw. ob auf diese oder auf andere mögliche Weisen eine Vermehrung der Kernzahlen des Haustoriums über vier hinaus erfolgt, konnte nicht festgestellt werden."

Es wurde bei V. tubiflora, wie auch anderwärts (vgl. z. B. Sektion Pseudolysimachia), beobachtet, daß die an das Haustorium angrenzenden Speichergewebszellen später in lebhafte Teilungen einzutreten beginnen, sich zugleich verlängern und so in das Haustorium eindringen. Dieser häufig zu beobachtende Vorgang hat dann eine Vermehrung der Kernzahlen des Haustoriums über vier hinaus zur Folge.

Römpp hat die Sektion Leptandra mit Rücksicht auf abweichende morphologische Verhältnisse von der Gattung Veronica abgetrennt. Er fügt aber hinzu (S. 9), „daß mit dieser Abtrennung die Verwandtschaftsbeziehungen zu Veronica, speziell vielleicht zu Pseudolysimachia, natürlich nicht geleugnet werden". Gerade die Haustorialverhältnisse legen solche Beziehungen besonders nahe.

8. Sektion Hebe Bentham.

Die Sektion Hebe steht ebenfalls nur in losem Zusammenhang mit der Gattung Veronica im engeren Sinne. Sie umfaßt vorwiegend Holzpflanzen, die in Australien und Neuseeland heimisch sind.

Schon Gscheidle hat die beiden Arten V. Andersonii Lindl. Paxt. und V. diosmifolia R. Cunn. sehr eingehend auf ihre Haustorialbildung untersucht und beschrieben.

Als erste bemerkenswerte Tatsache wurde von ihm festgestellt, daß die Polkerne sich alsbald nach ihrer Bildung vereinigen.

Besonders charakteristisch ist ferner das ungeteilte, zweikernige, inhaltsarme Chalazalhaustorium, das einen gleichförmigen, einheitlichen Sack darstellt. Das Mikropylarhaustorium bildet ein auf langem, stielartigem, von Tapetenzellen umscheideten Halse sitzendes Köpfchen, das vier Kerne enthält.

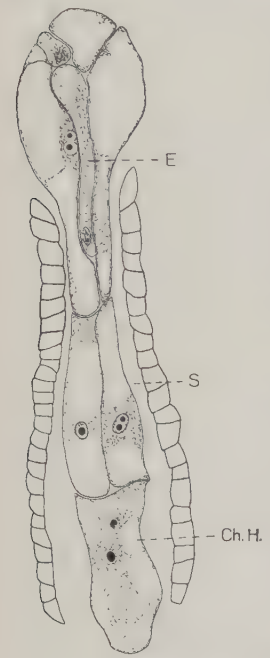

Fig. 40. V. salicifolia. Erste Teilungen im Endosperm. *E* Eizelle inmitten des Mikropylarhaustoriums, *S* Speichergewebe, *Ch.H.* Chalazalhaustorium.

Als weitere Vertreter der Sektion Hebe konnten von mir studiert werden: **V. salicifolia Forst., V. Traversii Hook., V. hybrida** und **V. speciosa R. Cunn.** — die beiden letzten Arten aus dem Botanischen Garten München stammend — und zwar mit demselben Resultat, wie es Gscheidle für die von ihm bearbeiteten Arten geschildert hat. Besonders erwähnt sei, daß auch hier die Polkerne sofort nach ihrer Bildung verschmelzen.

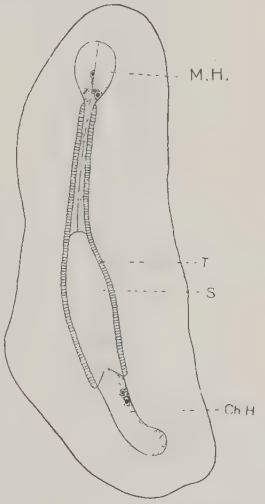

Fig 41. V. salicifolia. Samenanlage mit Endosperm, Übersicht. *T* Tapetenschicht. *M.H.* Mikropylarhaustorium, *Ch.H.* Chalazalhaustorium, *S* Speichergewebe.

Da in der Beschreibung von Gscheidle alles Wesentliche enthalten ist, möchte ich mich auf einige ergänzende zeichnerische Belege beschränken (Fig. 40 und 41).

Gesondert muß aber auf die von mir weiterhin untersuchte

Veronica catarractae Forst.

aus dem Botanischen Garten Tübingen eingegangen werden.

Eine Beziehung zur Sektion Hebe zeigt die Art wohl vor allem durch die sofortige Verschmelzung der beiden Polkerne. Im übrigen aber ergeben sich mancherlei Differenzen.

Schon der befruchtungsfähige Embryosack dieser Art weist die bemerkenswerte Besonderheit auf, daß sein antipodales Ende eine Ausdehnungstendenz erkennen läßt, die sich in einer Verbreiterung manifestiert.

Die erste Querwand entsteht etwa in der Mitte des Embryosacks (Fig. 42). Sie ist konvex nach unten gewölbt, was vermutlich mit dem hier vor sich gehenden intensiven Wachstum in Zusammenhang zu bringen ist (vgl. V. armena).

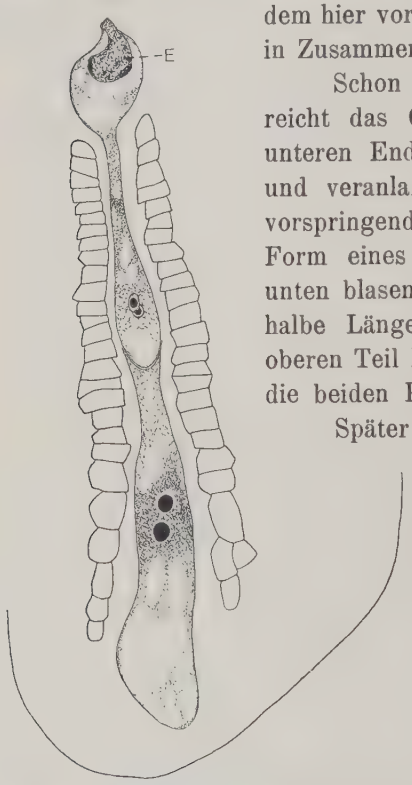

Fig. 42. V. catarractae. Erste Wand im Embryosack nach der Befruchtung. *E* Eizelle.

Schon nach den ersten Teilungsschritten erreicht das Chalazalhaustorium mit seinem unteren Ende die Epidermis der Samenanlage und veranlaßt hier die Bildung eines deutlich vorspringenden Höckers. Es besitzt zunächst die Form eines langen Schlauches, der sich nach unten blasenförmig erweitert und häufig fast die halbe Länge der Samenanlage einnimmt. Im oberen Teil liegen, in dichtes Plasma eingebettet, die beiden Kerne.

Später kommt es zu einigen nachträglichen Veränderungen, die mehr oder weniger stark ausgeprägt sein können. So wurde z. B. beobachtet, daß sich am Übergang zum Speichergewebe eine kleine, sackartige Ausbuchtung bildet, in die sich dann das Protoplasma mit den Kernen zurückzieht. In manchen Fällen geht die schon in jüngeren Stadien sichtbare Verengung des oberen Teiles so weit, daß hier ein ganz schmaler, von Tapetenzellen umgebener Verbindungskanal entsteht, der von der unteren kugelförmigen Erweiterung scharf abgesetzt ist. Diese Bildungen erinnern quasi als Rudiment an die Verhältnisse bei den Gruppen Orientalis bzw. Pentasepala der Sektion Chamaedrys.

Beim Mikropylarhaustorium scheint die anfängliche Streckung nicht ganz einheitlich zu sein. Meist bleibt sie deutlich hinter derjenigen des Chalazalhaustoriums zurück. Es kommt jedoch vor, daß sie, wenigstens anfangs, durchaus mit dieser Schritt hält (vgl. Fig. 42). Niemals erreicht aber das Mikropylarhaustorium die Länge, welche bei

den übrigen, bisher untersuchten Arten der Sektion Hebe gefunden wurde. Außerdem ist der zwischen dem birnförmigen Köpfchen und dem Speichergewebe gelegene Verbindungsteil nicht, wie dort, von einer Tapetenschicht, sondern von gewöhnlichen Integumentzellen umgeben. Die anfangs vorhandene Längswand bleibt nur kurze Zeit sichtbar. Dagegen nehmen die vier Kerne immer mehr an Größe zu. Ihre Zahl kann sich später erhöhen, sei es durch eingewanderte Speichergewebszellen, deren Wände aufgelöst werden, oder durch Zerfall der ursprünglichen Kerne.

Die Stellung von V. catarractae dürfte in Anbetracht der mitgeteilten Tatsachen innerhalb der Sektion Hebe zweifellos eine gesonderte sein. Die Art zeigt Anklänge nach verschiedenen Richtungen, besonders aber an die Sektion Chamaedrys.

Auch hier wären zur weiteren Klärung Untersuchungen anderer Arten sehr erwünscht und vielversprechend.

Allgemeiner Teil.

Die im vorhergehenden besprochenen Einzeluntersuchungen haben zunächst bestätigt, daß den Vorgängen im befruchteten Embryosack, wie den Haustorialverhältnissen, eine erhebliche Bedeutung bei der systematischen Gliederung der Gattung Veronica zukommt.

Außer den festgestellten Zusammenhängen zwischen den Haustorialbildungen verschiedener Einzelgruppen ließen sich noch andere bemerkenswerte Beziehungen herausarbeiten, welche den Einblick in die verwandtschaftlichen Zusammenhänge in der Gattung nicht unerheblich vertiefen.

Wir beginnen unseren zusammenfassenden Rückblick mit der Betrachtung des Verhaltens der Polkerne. Schon Schmid (S. 273/74) hatte darauf hingewiesen, daß der Gattung Veronica unter den Scrophulariaceen insofern eine Sonderstellung zukommt, als die beiden Polkerne nach ihrer Bildung im Embryosack, wohl bis kurz vor der Befruchtung, getrennt liegen bleiben; bei den meisten übrigen Gattungen dagegen tritt nach Schmid alsbald die Verschmelzung beider Kerne ein. Für die Gattung Melampyrum wurde teils der eine, teils der andere Modus beschrieben.

Gscheidle hatte dann betont, daß auch in der Gattung Veronica das Verhalten der Polkerne kein einheitliches sei. Er hat insbesondere hervorgehoben, daß bei der Sektion Hebe ein sofortiges Verschmelzen beider Kerne zu beobachten ist. Wenn aber Gscheidle sagt (S. 166):

„Verschmelzung und Nichtverschmelzung wechseln scheinbar durchaus willkürlich innerhalb der Gattung Veronica", so trifft dies nach den vorliegenden Untersuchungsergebnissen nicht zu.

Unter Bestätigung von Gscheidles Angabe für die Sektion Hebe konnte nämlich gezeigt werden, daß andere Verwandtschaftskreise sich in der Regel durchaus an das von Schmid für die Gattung allgemein postulierte Verhalten anschließen. Anklänge an Hebe fanden sich aber insofern, als in den Sektionen Pseudolysimachia und Leptandra, wie auch bei V. daisenensis, zum Teil ein sofortiges Verschmelzen der Polkerne stattfindet, andererseits aber auch hier beide Kerne getrennt bleiben.

Wann die Vereinigung der beiden Polkerne stattfindet, konnte weder von Schmid und Gscheidle noch von mir festgestellt werden. Dagegen heißt es bei Meunier (S. 305): «Dès que le boyau pollinique est arrivé au contact des synergides et avant même qu'on puisse constater le déversement de l'élément mâle, il se produit un mouvement dans les deux noyaux qui doivent constituer le second noyau du sac embryonnaire... Ces noyaux descendent dans la partie rétrécie du sac... En descendant ils se fusionnent.»

Eingehend verfolgt wurde weiterhin der Vorgang der Eizellverlagerung, die nach der Befruchtung eintritt. Die Eizelle löst sich alsbald nach der Befruchtung von der Embryosackwand, an der sie im allgemeinen mit einem verschmälerten Füßchen festsitzt (vgl. z. B. Fig. 42), los und beginnt ins Endosperm herunterzuwandern (Fig. 7). Dabei kommt ihr die fast überall gebildete Längswand des Mikropylarhaustoriums zustatten, welche in der Mitte auseinanderweicht, so daß die befruchtete Eizelle zwischen den Längszellen unbehindert heruntergleiten kann (vgl. auch Fig. 40). In diesem Zeitpunkt besitzt sie eine mehr oder weniger ausgeprägte schlauchförmige Gestalt. Bei der Gruppe Megasperma sind diese Verhältnisse nicht so durchsichtig, da die Längswandbildung hier weniger klar ist. Beim Heruntergleiten der Eizelle zum Endosperm schließt sich nämlich das Mikropylarhaustorium direkt hinter der Eizelle wieder zusammen (vgl. Fig. 25).

Erst wenn das Schlauchende in der Mitte des Embryosacks angelangt ist, wo unterdessen das Endosperm sich herauszubilden begonnen hat, tritt in der Eizelle die erste Teilung auf. Die Vorgänge, welche dann zur Bildung des Embryos führen, standen hier nicht zur Diskussion.

Von besonderem Interesse aber ist nun zunächst die Teilungsfolge der Kerne bzw. Zellen, welche zur Bildung des Endosperms

mit seinen Anhangsorganen, den Haustorien, führt. Mit größter Regelmäßigkeit tritt, wie alle Autoren festgestellt haben, eine erste Querwand im Embryosack auf. Diese ist in der Regel etwas nach oben, in der Richtung zur Mikropyle, gewölbt (vgl. Fig. 20 und 36). Bemerkenswert ist aber, daß von dieser Regel bestimmte Ausnahmen beobachtet wurden. Schon aus Gscheidles Zeichnungen ist zu entnehmen, daß die Querwand bei V. Teucrium, V. prostrata und V. chamaedrys nach unten gekrümmt ist. Auffallenderweise wurde diese gleiche Krümmungsrichtung auch bei der der Gruppe Orientalis angehörenden V. armena gefunden (Fig. 27), so daß auf systematische Zusammenhänge geschlossen werden könnte. Wenn auch bei V. catarractae (Fig. 42) eine solche Krümmungsrichtung festgestellt wurde, so ist dies ja nicht die einzige Beziehung, welche zwischen dieser zur Sektion Hebe gehörigen Art und der Sektion Chamaedrys ermittelt werden konnte. Kurz erwähnt sei nur noch, daß die Abwärtskrümmung immer gemeinsam mit der starken Entwicklung des Chalazalhaustoriums auftritt. Wie weit hier Zusammenhänge bestehen, ist nicht ohne weiteres zu sagen.

Die zweite Wand erstreckt sich, wie wir schon in unserem einleitenden Schema sahen, im allgemeinen in der Längsrichtung des Embryosacks (vgl. Fig. 7, 20 und 36). Dieser Tatsache dürfte insofern eine gewisse Bedeutung beizumessen sein, als dadurch die spätere Ausgestaltung des Endosperms ganz wesentlich vorausbestimmt wird.

Bei der großen Regelmäßigkeit, mit der diese Längswand in der ganzen Gattung Veronica auftritt, fällt das übereinstimmend abweichende Verhalten in der Gruppe Megasperma besonders auf. Dort sahen wir ja als zweite Wand eine Querwand in der oberen der beiden ursprünglich gebildeten Zellen auftreten (Fig. 23). Durch diese Wandbildung scheint uns heute die Gruppe Megasperma am besten charakterisiert, da Megaspermie und Reduktion der einen Kapselhälfte auch bei der Gruppe Diplophyllum vorkommt, wo, wie bei V. crista-galli festgestellt wurde, die Wandbildung im Embryosack dem gewöhnlichen Schema der Gattung Veronica folgt.

Wenn nun im folgenden versucht wird, die Verbreitung der verschiedenen Haustorientypen in der Gattung Veronica im Zusammenhang zu betrachten, so sei zunächst darauf hingewiesen, daß die Form des Chalazalhaustoriums in den meisten Fällen stärker ausgeprägt und charakteristischer ist als diejenige des Mikropylarhaustoriums. Für die systematische Auswertung ist deshalb das Chalazalhaustorium in erster Linie heranzuziehen.

Das Chalazalhaustorium.

Die vorliegenden Untersuchungen haben ergeben, daß die von Gscheidle für die einzelnen Sektionen aufgestellten Typen zweifellos Gültigkeit haben und im allgemeinen beibehalten werden können. Durch Heranziehung weiterer Arten konnte diese Typenbildung noch stark unterstrichen werden.

Zudem haben sich weitere, überaus interessante Übergangsbildungen feststellen lassen, die gerade für die Klärung der verwandtschaftlichen Zusammenhänge wertvoll sind. Verfolgen wir diese Verhältnisse nunmehr innerhalb der Gattung.

Die Sektion Veronicastrum wird allgemein als ursprünglich aufgefaßt. Andererseits aber wird das viergeteilte Chalazalhaustorium, welches nach Schmid (S. 278) auch in der Familie der Scrophulariaceen verbreitet ist, ebenfalls als ursprünglich betrachtet, und die zwei- und einzelligen Chalazalhaustorien werden vom vierzelligen Typus hergeleitet. Nun ist bei der Mehrzahl der Angehörigen der Sektion Veronicastrum das Chalazalhaustorium ungeteilt; umso bemerkenswerter erscheint die Feststellung, daß auch in dieser Sektion eine Art (V. daisenensis) mit viergeteiltem Chalazalhaustorium aufgefunden wurde (Fig. 5), und daß ferner bei V. alpina (Fig. 8) ein zweigeteiltes, bei V. Gouani eine teils zwei-, teils einzellige Form festzustellen war. Die Grundgestalt war in allen Fällen übereinstimmend, nur nahm die jeweilige Länge mit der Verminderung der Teilung zu.

Bei den Sektionen Pseudolysimachia (Fig. 11) und Leptandra (Fig. 39) wurden viergeteilte, keilförmige und plasmareiche Chalazalhaustorien festgestellt, die über V. daisenensis vielleicht eine Verbindung zur Sektion Veronicastrum erkennen lassen.

Gemeinsam für die Sektion Alsinebe (z. B. Fig. 13, 14, 19, 21) ist das ungeteilte, zweikernige und inhaltsarme Chalazalhaustorium, dessen Form aber unter den einzelnen Verwandtschaftsgruppen, zum Teil sogar innerhalb derselben, ziemlich stark variieren kann. Erinnert sei an die verschiedene Ausgestaltung bei den nahestehenden Arten V. cardiocarpa (Fig. 18) und V. campylopoda (Fig. 16) der Gruppe Biloba. Um so auffallender ist wiederum die völlige Einheitlichkeit in der Gruppe Megasperma (Fig. 27).

In der Sektion Chamaedrys ergab die Untersuchung der Chalazalhaustorien in systematischer Hinsicht eine besonders weitgehende Klärung. Das von Gscheidle bei den Gruppen Pentasepala und Multiflora (V. chamaedrys [Fig. 33] und V. peduncularis) festgestellte lange, inhaltsarme Chalazalhaustorium, das stets einen kurzen, seitlichen Anhang besitzt, konnte auch für die Gruppe Orientalis (V. armena und V. cuneifolia)

nachgewiesen werden (Fig. 28 und 29). Hierdurch wurde die enge Zusammengehörigkeit dieser Formen, die ja auch morphologisch klar hervortritt, bestätigt.

Nachdem Gscheidle bei V. officinalis (Fig. 30) ein ganz anderes Chalazalhaustorium ohne solchen seitlichen Anhang festgestellt hatte, wurden nunmehr bei der unter den Multiflorae doch sehr gesondert stehenden V. latifolia (Fig. 35) entsprechende Verhältnisse beobachtet. Auch die eine Sonderstellung einnehmenden beiden Arten V. aphylla (Fig. 32) und V. scutellata (Fig. 37) zeigten keinen seitlichen Anhang.

Wie weit diese übereinstimmenden Haustorialverhältnisse systematisch auszuwerten sind, muß durch Untersuchung weiterer Formen noch näher geklärt werden.

Ähnlich wie bei Veronicastrum läßt sich auch für diese Sektion eine Entwicklungsreihe bei der Teilung des Chalazalhaustoriums aufstellen. Die Reduktion geht hier vom zweizelligen Chalazalhaustorium bei V. aphylla (Fig. 32) zum ungeteilten bei V. officinalis (Fig. 30) und V. scutellata (Fig. 37). Den Übergang vermittelt V. latifolia, wo zweiteilige Chalazalhaustorien neben ungeteilten vorkommen.

Die Sektion Beccabunga (vgl. Fig. 38) mit ihrem ungeteilten, pfriemförmigen, plasmareichen Chalazalhaustorium konnte in allen untersuchten Arten übereinstimmend gefunden werden; sie schließt sich in den Chalazalhaustorien wohl zweifellos an V. scutellata an.

Was dann noch die fernerstehende Sektion Hebe (Fig. 41) anbelangt, so kommt hier im allgemeinen ein sackartiges, ungeteiltes und inhaltsarmes Chalazalhaustorium vor, das immer zwei Kerne enthält. Deutlich verschieden davon in Form und Größe ist es bei V. catarractae.

Das Mikropylarhaustorium.

Wie schon gesagt wurde, erweist sich das Mikropylarhaustorium formkonstanter als das Chalazalhaustorium. Fast durchweg besteht es anfangs aus zwei Längszellen, deren Kerne sich noch einmal teilen, so daß also ein zweizelliges und vierkerniges Mikropylarhaustorium die Regel ist.

Folgende **Abweichungen** von diesem Grundbau erscheinen nun von besonderem Interesse:

Durch Bildung von Querwänden kann das ursprünglich zweizellige und vierkernige Mikropylarhaustorium vierzellig und vierkernig werden. Dies wurde bei den Sektionen Leptandra und Pseudolysimachia und auffallenderweise wiederum bei der japanischen Veronicastrum-Art V. daisenensis beobachtet.

Sehr auffallend ist ferner die Sonderstellung der V. crista-galli (Fig. 21) mit einem dauernd zweizelligen und zweikernigen Mikropylarhaustorium.

Endlich ist auch hier die Gruppe Megasperma (Fig. 24) wieder besonders charakterisiert durch das höchstens vorübergehend zweigeteilte, später dauernd einzellige, aber vierkernige Mikropylarhaustorium.

In der **Formgebung** des Mikropylarhaustoriums besteht ebenfalls eine gewisse Mannigfaltigkeit. Wir stellen die für die einzelnen Sektionen typischen Merkmale im folgenden kurz zusammen:

Sektion Veronicastrum (Fig. 8 und 9): Hals- und Kopfteil des Mikropylarhaustoriums sind deutlich geschieden, der Hals ist im allgemeinen nicht übermäßig lang; später baucht sich der Kopfteil dem Funikulus zu aus. V. daisenensis (Fig. 6) zeigt abweichende Verhältnisse, die an die Sektion Pseudolysimachia erinnern.

Sektion Pseudolysimachia (Fig. 11) und Leptandra (Fig. 39): Charakteristisch ist ein verhältnismäßig kleines, plasmareiches Mikropylarhaustorium, dessen Hals- und Kopfteil im allgemeinen nicht deutlich geschieden sind. Die Sonderstellung von V. crassifolia ist eingehend erörtert worden.

Alsinebe: In dieser Sektion treten verschiedene Typen auf. Wir heben hervor:

In der Mehrzahl der Fälle (Gruppen Serpyllifolia, Acinifolia, Pellidosperma [Fig. 13], Mikrosperma [Fig. 14] und Diplophyllum [Fig. 21]) ist ein deutlich getrennter Hals- und Kopfteil vorhanden ohne weitere Besonderheiten.

In der Gruppe Agrestis (Fig. 19) zeichnet sich das Mikropylarhaustorium durch eine lange Halsbildung aus; der Hals wird später zerdrückt und aufgelöst.

Aus der Gruppe Biloba schließt sich V. campylopoda (Fig. 15 und 16) in der Gestalt des Mikropylarhaustoriums eng an Agrestis an, während V. cardiocarpa (Fig. 18) mehr zur Gruppe Mikrosperma hinweist.

Die Gruppe Megasperma (Fig. 24 und 25) fällt auch hier durch ihr besonderes Verhalten auf: Das Mikropylarhaustorium ist gleichmäßig breit, eine Halsbildung fehlt vollständig.

In den Sektionen Chamaedrys (Fig. 30 und 32) und Beccabunga ist das Mikropylarhaustorium im allgemeinen von hammerförmiger Gestalt und ziemlich plasmareich.

Die Sektion Hebe (Fig. 41) ist charakterisiert durch ein ungewöhnlich langes und schmales Mikropylarhaustorium, dessen Hals zum Teil

von Tapetenzellen umgeben ist. Etwas kürzer und von gewöhnlichen Integumentzellen umgeben ist es bei V. catarractae.

Die mitgeteilten Untersuchungsergebnisse lassen erkennen, wie weitgehend die Haustorialbildungen in der Gattung Veronica zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen benützt werden können. Wie wir schon erwähnt haben, kommen dafür wegen ihrer typischen Form in erster Linie die Chalazalhaustorien in Betracht. Diese sind für die kleinen, scharf umschriebenen Sektionen Beccabunga, Pseudolysimachia und Leptandra sehr charakteristisch.

Nicht so ist es bei den übrigen Sektionen, welche mehr oder weniger heterogene Gruppen in sich vereinigen. Dadurch, daß die einzelnen Verwandtschaftsgruppen weitgehend zur Untersuchung herangezogen werden konnten, war es möglich, einen genaueren Einblick zu gewinnen. Es zeigte sich, daß die von Gscheidle für diese Sektionen aufgestellten Typen durch verschiedene Übergangsformen miteinander verbunden sind, so daß also bei den größeren Sektionen Veronicastrum, Alsinebe, Chamaedrys und Hebe jeweils mehrere Haustorientypen verwirklicht sind. Wieweit diese Typen innerhalb der einzelnen Verwandtschaftsgruppen Gültigkeit haben, kann erst durch weitere, noch umfassendere Untersuchungen geklärt werden. Daß solche Untersuchungen ein wertvolles Hilfsmittel für die systematische Gliederung darstellen, dürfte nach den bisherigen Ausführungen nicht mehr zweifelhaft sein.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden vom Frühjahr 1929 bis Frühjahr 1931 im Botanischen Institut der Universität Tübingen ausgeführt. Für die Anregung zu dieser Arbeit sowie die mannigfachen Förderungen, deren ich mich während ihrer Ausführung erfreuen durfte, spreche ich Herrn Professor Dr. E. Lehmann auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus. Vielen Dank schulde ich auch Herrn Professor Dr. Zimmermann für zahlreiche wertvolle Ratschläge.

Weiterhin sei es mir gestattet, Herrn Geheimrat Professor Dr. K. von Goebel und Herrn Professor Dr. Kupper bestens zu danken für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit der mir das Pflanzenmaterial des Münchener und des Schachen-Gartens sowie die Institutsräume zum Einlegen des Materials zur Verfügung gestellt wurden.

Tübingen, Botanisches Institut, Frühjahr 1931.

Literaturverzeichnis.

Bachmann, E., Die Entwicklungsgeschichte und der Bau der Samenschale der Scrophulariaceen. Verhandlungen der Kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher. 43, 1882, S. 1—180.

Balicka-Iwanowska, G., Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains gamopetales. Flora 86, 1899, S. 47—71.

Billings, F., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora 88, 1901, S. 253—318.

Buscalioni, L., Sulla struttura e sullo svilluppo del seme della Veronica hederifolia L. Torino 1893.

Goebel, Organographie der Pflanzen, III, 1923, S. 1762 ff.

Gscheidle, A., Über Haustorienbildung in der Gattung Veronica und ihre systematische Wertung. Flora 1924, S. 144—172.

Härle, A., Die Arten und Formen der Veronica-Sektion Pseudolysimachia Koch auf Grund systematischer und experimenteller Untersuchungen. Bibliotheca Botanica, H. 104. Schweizerbart, Stuttgart 1932.

Hofmeister, W., Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, I, 1858.

— Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abhandl. der math.-phys. Klasse der kgl. sächs. Gesellsch. der Wissensch., IV, 1859, S. 555—672.

Lehmann, E., Über Merkmalseinheiten in der Veronica-Sektion Alsinebe. Zeitschrift für Bot., 1910, S. 577.

— Geschichte und Geographie der Veronica-Gruppe Megasperma. Verlag Schweizerbart, Stuttgart 1929.

Meunier, A, Le développement séminal dans le genre Veronica. La Cellule, Tome XII, 1897, S. 300—331.

Römpp, H., Die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung Veronica. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Dahlem 1928.

Schmid, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. Beih. z. Bot. Zentralbl., 1906, 20, I, S. 175.

Schnarf, K., Embryologie der Angiospermen. Handb. der Pflanzen-Anatomie v. Linsbauer, 1929.

Tulasne, Études d'embryogénie végétale. Annales des Sciences naturelles, Tome XII, 1849, S. 1—117.

Lebenslauf.

Am 26. Juli 1899 wurde ich, Georg Weiß, als Sohn des Schlossermeisters Julius Weiß und seiner Ehefrau Luise geb. Faßnacht in Reutlingen geboren. Ich besuchte die Oberrealschule in Reutlingen bis zur mittleren Reife und trat im Herbst 1914 ins Lehrerseminar in Künzelsau ein. Im Juli 1917 bestand ich dort die erste Volksschuldienstprüfung und wurde noch im gleichen Monat zum Kriegsdienst eingezogen. Ende des Jahres 1919 kehrte ich aus englischer Kriegsgefangenschaft in die Heimat zurück.

Nach mehrjähriger Tätigkeit als Volksschullehrer legte ich an der Oberrealschule in Reutlingen die für württembergische Volksschullehrer vorgesehene Ergänzungsreifeprüfung ab und begann im Frühjahr 1927 mit dem Studium der Naturwissenschaften. Im Sommer 1928 studierte ich an der Technischen Hochschule in Stuttgart, die übrigen 9 Semester verbrachte ich an der Universität Tübingen.